ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 72
2
ФЕВРАЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 72 (1987) № 2

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilievch, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevish, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *С. В. Добрянская* и *Л. Б. Наместникова*

Сдано в набор 10.11.86. Подписано к печати 29.01.87. М-17037. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.30.
Усл. кр.-отт. 13.83. Уч.-изд. л. 16.25. Тираж 2548. Тип. зак. 964.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

ТОМ 72 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1987, № 2

УДК 561 : 56 (116.1) (571.6)

И. Н. Сребродольская

К ИЗУЧЕНИЮ *PLEUROMEIA STERNBERGII* (*LYCOPODIOPHYTA*) ИЗ РАННЕГО ТРИАСА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

I. N. SREBRODOLSKAYA. THE STUDY OF *PLEUROMEIA STERNBERGII* (*LYCOPODIOPHYTA*) OF THE EARLY TRIASSIC OF THE FAR EAST OF THE USSR

Приводится краткая история изучения дальневосточной плевромейи, идентичной европейскому виду *Pleuromeia sternbergii* и описанной под этим названием А. Н. Криштофовичем в 1923—1924 гг. Указывается на неправомерность употребления названия *P. obrutschewii* в отношении дальневосточного растения. Описывается новый материал из ряда местонахождений Южного Приморья и одного местонахождения Среднего Приамурья.

Открытый в Европе почти полтора века назад мезозойский род плауновидных *Pleuromeia* Corda в Азии был установлен только в нашем столетии: первая находка была сделана на Дальнем Востоке СССР близ г. Владивостока. К настоящему времени из мезозоя стали известны и другие потомки широко распространенных в палеозое плауновидных. Однако род *Pleuromeia* продолжает сохранять свое главенствующее положение и значение как в систематике и филогении этой группы растений, так и в стратиграфии и палеогеографии триаса. Это объясняется большей изученностью рода при сравнительном обилии материала, широким его распространением на территории Евразии и кратковременностью его существования.

Во многих публикациях последнего времени, касающихся дальневосточной находки и ее интерпретации, оказались некоторые неточности, которые привели к недоразумениям и ошибочным суждениям, отразившимся на представлениях не только советских, но и зарубежных исследователей. Были высказаны мнения о видовой и даже о родовой самостоятельности дальневосточной плевромейи. В связи с этим возникла необходимость не только в изучении дополнительного материала, но и в подробном рассмотрении истории изучения плевромейи на Дальнем Востоке.

По сообщению А. Н. Криштофовича (1923),[1] плевромейя была найдена студентом В. Д. Принадой на о. Русском (мыс Житкова) близ г. Владивостока летом 1922 г. Она была предварительно определена Криштофовичем как *Pleuromeia* cf. *sternbergii* (Munst.) Corda. Указав на ее большое сходство с европейским видом, Криштофович заметил при этом, что, «судя по некоторым отличиям скульптуры стебля», может быть, это и новый вид. Затем он (Kryshtofovich, 1923, fig. 1—5; Криштофович, 1924, фиг. 1—3) описал и изобразил эту находку, относя ее уже без оговорок к *P. sternbergii*.

В 1926 г. В. А. Обручев опубликовал стратиграфическую таблицу, составленную М. К. Елиашевичем, в своей книге «Геология Сибири» (Obrutschew,

---

[1] Работа Криштофовича (1923) была доложена на заседании Геологического комитета Дальнего Востока 15 III 1921 и опубликована в «Материалах по геологии и полезным ископаемым Дальнего Востока за 1921 г.», поэтому дата находки (1922 г.) может вызвать недоумение. Однако это объясняется задержкой набора журнала в типографии (см. «Отчет Геол. комитета Дальнего Востока за 1922 г.», 1923), в связи с чем указание о находке плевромейи было включено в статью позднее, что и подтверждается стоящей в конце ее датой: «9 III 1921—XII 1922».

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1987

1926: 482—483) в разделе «Добавление». В тексте этой книги на с. 283 приведен определенный Криштофовичем вид *P.* cf. *sternbergii* с мыса Житкова на о. Русском, а ниже в «Добавлении» помещена таблица Елиашевича, в которой указан вид «*P. obrutschewii* n. sp.» с западного берега Уссурийского залива (сюда входит и мыс Житкова, где впервые был найден *P. sternbergii*). В примечании к таблице даны отличительные признаки, на основании которых Елиашевич выделил новый вид, но о них будет сказано ниже. В последующих обобщающих работах Обручев (1927, 1938) также отмечает в нижнем триасе Дальнего Востока наличие двух видов плевромейи — *P. sternbergii*, описанного Криштофовичем, и «*P. obrutschewii* n. sp.» Елиашевича, который самим Елиашевичем не был ни описан, ни изображен. В примечании к таблице Елиашевича Обручев также указывает, что это та же форма, которая была найдена Принадой, сотрудником Елиашевича, и описана предварительно Криштофовичем как *P. sternbergii*. Таким образом, одна и та же находка получила два видовых названия, и оба вошли в литературу. Это недоразумение дожило и до наших дней: так, в сводке D. Mader (1984: 1173) в списке видов рода обе дальневосточные плевромейи занимают равноправное положение.

М. Ф. Нейбург (1960), подробно изучившая другой вид плевромейи *P. rossica* Neub. с верховьев Волги, отметила, что для суждения о видовой самостоятельности дальневосточной плевромейи материала недостаточно. В свое время и автор настоящей статьи (Сребродольская, 1966) высказала мнение о том, что пока нет оснований для выделения нового вида плевромейи на Дальнем Востоке. Следует кстати упомянуть, что указания австралийского исследователя G. Retallack (1975: 13, 27) на мое якобы противоположное мнение являются ошибкой.

Между тем в 1975 г. В. А. Красилов (Красилов, Захаров, 1975; Krassilov, Zakharov, 1975) также изучал новый материал по плевромейе с о. Русского. Исходя почему-то из предварительного определения Криштофовича (*P.* cf. *sternbergii*), он соглашается с тем, что дальневосточная плевромейя не имеет никаких существенных отличий от европейской и, вероятнее всего, ей идентична. Однако, подвергнув критике отличительные признаки, указанные Елиашевичем, он описывает и изображает ее под названием *P. obrutschewii* Elias. В результате вид *P. sternbergii* был вообще изъят из состава раннетриасовой флоры Дальнего Востока (Добрускина, 1982), а недавно было высказано сомнение в принадлежности дальневосточного растения к роду *Pleuromeia* (Добрускина, 1985).

Вернемся, однако, к Криштофовичу — не изменился ли в дальнейшем его взгляд на дальневосточную плевромейю?

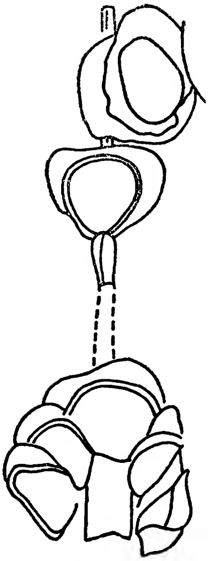
Важное значение, которое придавал Криштофович находке плевромейи на Дальнем Востоке, совершенно очевидно: опубликовав о ней предварительное сообщение в дальневосточном журнале «Материалы по геологии и полезным ископаемым Дальнего Востока» (1923), он поместил затем подробное ее описание в Известиях Российской Академии наук (1924) и послал аналогичную публикацию в американский журнал, в котором она появилась раньше русской (Kryshtofovich, 1923). Нет никакого сомнения в том, что Криштофович знал как книгу Обручева, так и новое видовое название, предложенное Елиашевичем. В течение последних 30 лет жизни он не раз упоминал в своих работах (в том числе — в трех изданиях учебника палеоботаники) о дальневосточной плевромейе, но нигде не выразил сомнения в своем первоначальном определении и не обсуждал предложенное Елиашевичем название. Следует сказать, что отношение его к палеоботаническим высказываниям Елиашевича было достаточно критическим, что отразилось в ряде его работ (например, Криштофович, 1923: с. 7). По-видимому, только неприятием мнения Елиашевича можно объяснить его молчание.

Интересно, что Елиашевич в 1928 г. в статье, посвященной специально перми и нижнему триасу, приводя обширные списки фауны с о. Русского, совершенно не упоминает об остатках плевромейи, найденной вместе с фауной, и только ссылается на свою таблицу в книге Обручева.

Что же представляла собой первая находка плевромейи? К сожалению, она была известна только по рисункам в упомянутых уже статьях Криштофовича, но рисунки не давали о ней правильного представления.

Рис. 1. *Pleuromeia sternbergii.*

Рисунок, опубликованный в работах Криштофовича (Kryshtofovich, 1923, фиг. 1; Криштофович, 1924, фиг. 1, составляет 2/3 от натуральной величины).



Находка состояла из 7[2] небольших кусков песчаника с отпечатками фрагментов стробилов. Рисунок одного из них, разрушенного, но имевшего наилучшую сохранность, опубликован был дважды (рис. 1). В американском журнале помещен был и другой рисунок части разрушенного стробила худшей сохранности (см. рис. 4, *1*). Эти рисунки стробилов действительно ничем не отличаются от стробилов *P. sternbergii* из Западной Европы. Остальные 3 рисунка в обеих статьях Криштофовича изображали, по автору, поверхность ствола с листовыми рубцами, явно отличающимися по строению от листовых рубцов европейского вида. Именно эти рисунки вызвали сомнения у многих исследователей. Уже K. Mägdefrau (1931), наиболее подробно изучивший большой материал по *P. sternbergii* в Европе, высказал мнение, что по строению листовых рубцов дальневосточная плевромейя представляет собой особый вид. В том же духе высказывались и другие палеоботаники. Между тем эти рисунки изображали не поверхность ствола с листовыми рубцами, а поверхность стробилов с тесно сидящими и черепитчато налегающими друг на друга спорофиллами (см. рис. 4, *2*). Находка Принады, таким образом, состояла только из отпечатков фрагментов стробилов, не отличающихся от европейских (рис. 2—4).

Елиашевич, выделяя дальневосточную плевромейю в новый вид, указал следующие признаки, отличающие ее от *P. sternbergii* (Obrutschew, 1926 : 482—483): 1) острые вытянутые верхушки спорофиллов; 2) более симметричное и ритмичное расположение спорофиллов вдоль оси стробилов; 3) большая географическая удаленность местонахождения от Европы.

Первое отличие является наиболее существенным. Действительно, у европейского *P. sternbergii* верхушки спорофиллов не вытянутые, а широкозакругленные, иногда даже слабовыемчатые. На дальневосточном материале, описанном Криштофовичем, а также на материале, изученном мною из нескольких местонахождений Приморья, вытянутые и острые верхушки не наблюдаются. На фотографиях «*P. obrutschewii*» у Красилова (Krassilov, Zakharov, 1975) они тоже не видны, хотя он указывает, что верхушечные острия могли на отпечатках не сохраниться, а у спорофиллов *P. rossica* они наблюдаются. Но изучавшие этот вид палеоботаники (Нейбург, 1960; Добрускина, 1982) такой признак не отмечают. Наоборот, автор вида (Нейбург, 1960: 82) указывает: «Боковые края спорофилла завернуты на верхнюю сторону спорангия, верхний закругленный край обычно с выемкой».

Острые оттянутые верхушки спорофиллов дальневосточной плевромейи упоминает также Добрускина (1985: 97), на основании чего она даже сомневается в принадлежности дальневосточного растения к роду *Pleuromeia.*

Нельзя не заметить, что такие виды *Pleuromeia*, у которых верхушка спорофиллов не закругленная, а в какой-то степени оттянутая, в литературе известны. Так, в СССР с п-ова Таймыр описан вид *P. taimyrica* Sadovnikov (Садовников, 1982), у которого верхушка спорофилла вытянута в длинное (более 7 мм) остроконечие. Просмотр коллекции Г. Н. Садовникова в ГИНе АН СССР показал, что спорофиллы имеют закругленную верхушку. Изолированный же спорофилл с острием, на который ссылается автор таймырского вида, относится, вероятнее всего, не к роду *Pleuromeia*, а *Tomiostrobus.* Короткий утолщенный кончик верхушки спорофилла наблюдается как будто у китайского вида *P. jiaochengensis* Wang et Z. Wang (Wang Z., Wang L., 1982, фиг. 3d в тексте). Следует учитывать, однако, что оба упомянутых вида более древние (индские)

---

[2] В настоящее время в коллекции, хранящейся в ГИН АН СССР (Москва), сохранились только 4 наиболее крупных образца.

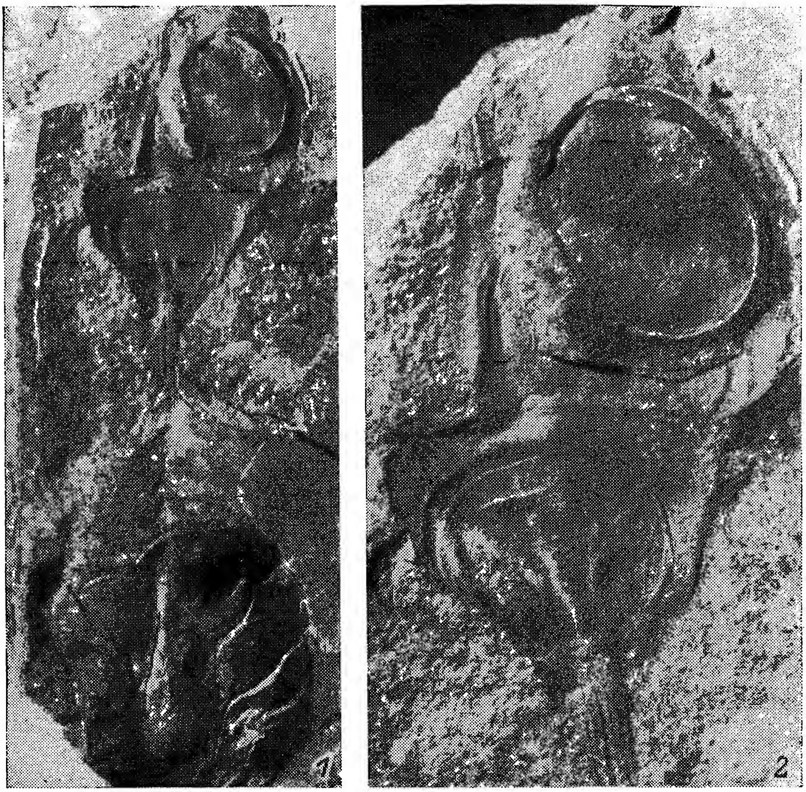


Рис. 2. *Pleuromeia sternbergii.*

1 — фотография отпечатка частично сохранившегося стробила, с которого сделан рисунок, помещенный в работах Криштофовича (Kryshtofovich, 1923, фиг. 1; Криштофович, 1924, фиг. 1); экз. № 1717/1 (ГИН АН СССР), ×1. Южное Приморье, о. Русский, мыс Житкова, нижний триас; *2* — фотография верхней части того же отпечатка, ×2. Сборы В. Д. Принады, 1922 г.

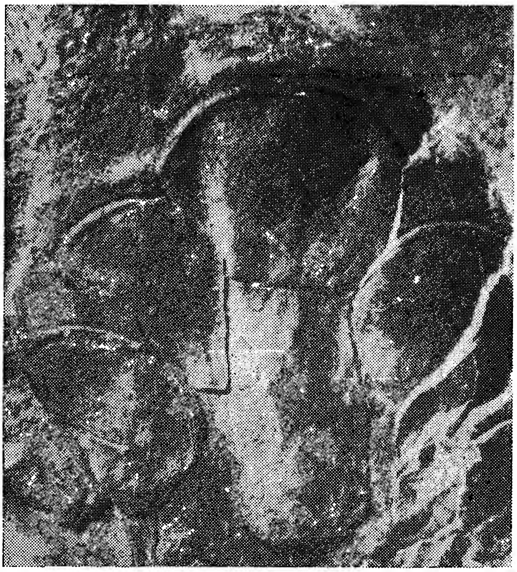


Рис. 3. *Pleuromeia sternbergii.*

Фотография нижней части отпечатка, изображенного на рис. 2, *1*, ×2.

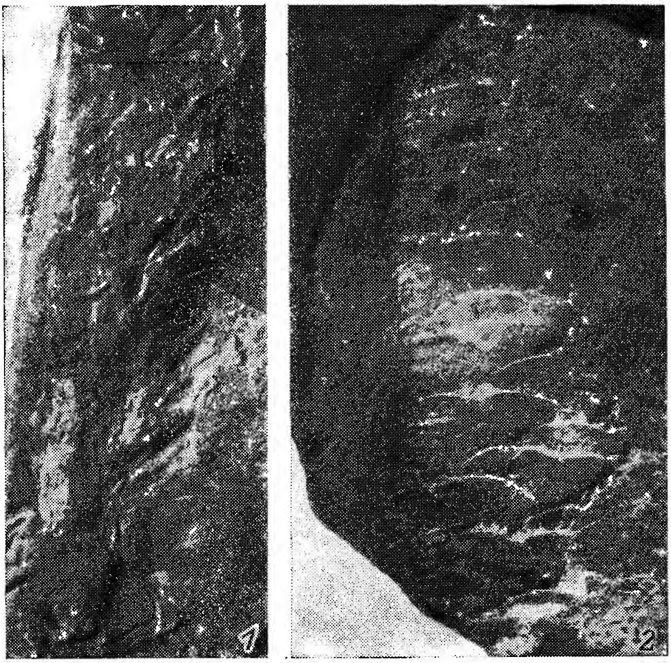


Рис. 4. *Pleuromeia sternbergii.*

1 — фотография другого отпечатка более разрушенного стробила, рисунок которого помещен в работе Криштофовича (Kryshtofovich, 1923, фиг. 2); экз. № 1717/2 (ГИН АН СССР), ×1; *2* — фотография поверхности участка третьего стробила, экз. № 1717/3 (ГИН АН СССР), ×2 (Kryshtofovich, 1923, фиг. 5; Криштофович, 1924, фиг. 2 — оба рисунка неточны). Южное Приморье, о. Русский, мыс Житкова, нижний триас. Сборы В. Д. Принады, 1922 г.

по возрасту, оба представляют собой очень мелкие в отличие от *P. sternbergii* растения и оба нуждаются, конечно, в более подробном изучении.

Так или иначе, но остается непонятным, где видел Елиашевич спорофиллы дальневосточной плевромейи с вытянутыми острыми верхушками. И были ли они таковыми в действительности? На этот счет можно только высказать некоторые соображения.

Для суждения о форме спорофиллов необходим достаточно полный материал, т. е. наряду со стробилами нужны и изолированные спорофиллы. При взгляде на боковые стороны отпечатка зрелого стробила, где спорофиллы расставлены более рыхло, мы видим последние в профиль. Верхушки спорофиллов кажутся вытянутыми и даже острыми по сравнению с более толстой нижней частью спорофилла, где помещается спорангий. Кстати, это хорошо видно на рисунках стробилов *P. sternbergii* в старых работах (Bischof, 1853; Potonié, 1904). Остроконечия, если они есть, могут, конечно, обламываться при захоронении, но ведь не на всех же спорофиллах — какая-то часть вытянутых верхушек или места их обрывов должны сохраниться.

Возможно, что Елиашевич не разобрался в строении стробилов. Такой вывод напрашивается и потому, что другие (второй и третий) приводимые им отличительные признаки нового вида в ботаническом отношении не выдерживают критики. Стробилы плауновидных не могут иметь неправильное («неритмичное») строение, а географическая удаленность местонахождения дальневосточной плевромейи не может служить доказательством при выделении нового вида. К тому же большой географический разрыв между местами нахождения европейской плевромейи и дальневосточной в последние годы сильно сократился: вид *P. sternbergii* обнаружен в южных районах СССР и в Северо-Восточном Китае (Wang e. a., 1978; Добрускина, 1982).

Таким образом, кажется более вероятным, что в Приморье существовал один вид плевромейи *P. sternbergii.* Есть ли здесь еще и другой вид, характеризующийся острыми вытянутыми верхушками спорофиллов, покажет только изучение вновь собранного дополнительного материала. Пока же для суждения об этом нет убедительных доказательств.

Коротко скажем о месте, занимаемом *P. sternbergii* среди других видов рода. Прежде всего — это тип рода. В настоящее время в роде насчитывается 8[3] видов: уже названные *P. sternbergii*, *P. rossica*,[4] *P. taimyrica*, *P. jiaochengensis*, а также *P. oculina* (Blanckenh.) Potonié, *P. hatai* Kon'no, *P. olenekensis* Krassil., *P. jokunzhica* Dobrusk. Не все они изучены в одинаковой степени и нуждаются в более подробном исследовании. Самостоятельность европейского вида *P. oculina*, представленного незначительным материалом, неясна и многими оспаривается. Существует мнение, что это *P. sternbergii*. К последнему очень близок и *P. jokunzhica* с Дарваза. *P. olenekensis*, описанный по одному мегаспорофиллу и мегаспорам, требует дальнейшего изучения. Наиболее известный и исследованный вид — *P. sternbergii*. Он имеет и наиболее широкое распространение в пределах Евразии: его ареал охватывает огромную территорию от Испании, Франции и Германского бассейна на западе через Предкавказье и Северный Кавказ, Прикаспий и Мангышлак до восточной окраины азиатского континента — Приамурья, Приморья и Китая.

Растения, принадлежащие к *P. sternbergii*, имеют самые крупные размеры (высота до 2 м), в то время как таймырский и китайский виды — самые мелкие. Время существования *P. sternbergii* соответствует в основном оленёкскому веку, но не исключено, что этот вид дожил и до анизийского (Добрускина, 1982, 1985). Такая же возрастная амплитуда была известна до недавнего времени для всего рода в целом, теперь она расширилась за счет открытия двух индских (*P. taimyrica*, *P. jiaochengensis*) видов и одного (*P. jokunzhica*), существовавшего и в оленёкском, и в анизийском веках.

Интересная особенность, объясняющаяся отчасти, вероятно, и неполнотой имеющихся данных, наблюдается в географическом распространении рода: в Европе известны всего 3 вида — *P. sternbergii*, *P. oculina* (возможный синоним *P. sternbergii*) и *P. rossica*, а на востоке Азии их 6 — *P. sternbergii*, *P. rossica*, *P. taimyrica*, *P. olenekensis*, *P. jiaochengensis*, *P. hatai*, причем *P. sternbergii* и *P. rossica* встречены вместе в одном разрезе Северо-Восточного Китая (Wang e. a., 1978). Это пока единственное указание на совместное существование двух видов плевромейи.

Наконец, следует в заключение еще коснуться дискуссионного вопроса о типе обитания плевромейи. В Европе вид *P. sternbergii* существовал в континентальных условиях. У нас на Дальнем Востоке, как впрочем и на Мангышлаке и Богдо, остатки плевромейи встречены вместе с морской фауной. Некоторые исследователи (Красилов, Захаров, 1975; Krassilov, Zakharov, 1975, и др.) предположили, что плевромейя образовывала у морских побережий заросли типа мангровых. С этим, однако, трудно согласиться, так как мангровые — древесные цветковые растения приливно-отливной полосы морских побережий тропиков. Обитая в условиях неустойчивого полужидкого субстрата, засоленного и почти лишенного кислорода, они обладают мощной корневой системой, приспособленной к такому существованию. Думается, что плевромейя со своей слабой корневой системой не могла бы выдержать такие условия, не говоря уже о том, что она не является древесным растением. Наличие слабой корневой системы, как и присутствие мощной водоносной паренхимы, также противоречит мнению о ксерофитной организации плевромейи и обитании ее в условиях песчаных пустынь. К тому же у ксерофитов, как правило, наблюдается тенденция к уменьшению поверхности испарения, выражающаяся, в частности, в мелколистности, наличии опушения и т. д. Плевромейя, напротив, имеет сравнительно крупные, мясистые листья без признаков ксерофитизации. Кстати, мощный слой паренхимы не может служить доказательством и суккулентности плевромейи, ибо этот признак вообще свойствен плауновидным, в том числе современным. Большинство исследователей в последнее время склоняется к мнению, что плевромейя была галофитом. Однако этот тип обитания выработался в длительном и сложном процессе эволюции и только у такой высокоорганизованной группы растений, как цветковые. Вряд ли плевромейя с ее достаточно примитивным строением могла быть галофитом. Вероятно, плевромейя была приурочена к более или менее влажным местообитаниям, например к руслам и устьям рек. Случаи ее нахождения вместе с морской фауной, возможно, объясняются близостью морских водоемов, куда реки могли выносить плевромейю.

---

[3] Некоторые исследователи относят к роду *Pleuromeia* растение, описанное из Сиднейского бассейна Австралии (Retallack, 1975) под названием *P. longicaulis* (Burges) Retallack, однако более обоснованна его принадлежность к австралийскому роду *Cylomeia* (White, 1981). Три вида среднетриасовых *Pleuromeia* из Китая, указанных Mader (1984), остались мне неизвестны из-за отсутствия литературы.

[4] Вид *P. rossica* недавно выделен в новый род *Lycomeia* (Добрускина, 1985), но такое выделение не кажется убедительным, поскольку единственный признак, отличающий новый род от рода *Pleuromeia* (отсутствие стерильных листьев), соответствует скорее видовому рангу.

На Дальнем Востоке СССР *P. sternbergii* занимает пока ограниченную территорию, в основном — это Южное Приморье. Наиболее обильный и разнообразный материал происходит из окрестностей Владивостока: с о. Русского и п-ова Муравьева-Амурского в районе Второй Речки. Здесь собраны фрагменты стеблей, ризофоров, листьев, стробилов, изолированные спорофиллы и их части. Более скудные остатки найдены на восточном побережье Уссурийского залива на мысе Ком-Пихо-Сахо (спорофилл) и в районе залива Восток на р. Сибичуан (фрагмент листа, спорофилл). В Среднем Приамурье в районе пос. Бабстово встречен фрагмент декортицированного стебля. Остатки плевромейи из последних трех местонахождений я условно рассматриваю в объеме того же вида, поскольку они не имеют резких морфологических отличий от остального материала. Известны также местонахождения на западном побережье Уссурийского залива: на мысе Басаргина и р. Шитухе (Добрускина, 1982). Таким образом, из 12 местонахождений 11 сосредоточены в Южном Приморье и только одно находится севернее — на территории Хабаровского края.

Благодарю И. А. Добрускину, любезно приславшую фотографии отпечатков плевромейи, описанных Криштофовичем (рис. 2—4).

Перейду теперь к описанию нового палеоботанического материала, переданного мной в ЦНИГРмузей г. Ленинграда (колл. № 12 452).

Порядок *Pleuromeiales*

Семейство *Pleuromeiaceae*

Род *Pleuromeia* Corda in Germar, 1852

Pleuromeia sternbergii (Münst.) Corda
(табл. I, II; рис. 1—4)

Sigillaria sternbergii Münster, 1839, 1843, с. 68, табл. III, фиг. 10.

Pleuromeia sternbergii Corda in Germar, 1852, с. 183; Kryshtofovich, 1923, с. 200, фиг. 1—5; Криштофович, 1924, с. 291, фиг. 1—3; Сребродольская, 1966, с. 702; Снигиревская, Сребродольская, 1986, с. 411, таблица (см. также синонимику у Potonié, 1904).

P. cf. *sternbergii*, Криштофович, 1923, с. 18.

P. obrutschewii Elias. in Obrutschew, 1926, с. 482—483; Красилов, Захаров, 1975, с. 134; Krassilov, Zakharov, 1975, с. 222, табл. I, II, табл. IV, фиг. 1, 2.

Описание материала. В коллекции представлены (очень фрагментарно) почти все части растения при сохранности разного типа.

Стебли плевромейи сохранились в основном в виде так называемых каменных ядер. Наибольшая длина их около 60 мм. Более тонкие стебли имеют цилиндрическую форму, диаметр их 0.5—10 мм. Крупные стебли при захоронении более или менее сплющивались, поперечное сечение их узко- или широкоовальное, шириной до 30 мм. Наряду с такими размерами в Западной Европе известны и более толстые стебли — в среднем около 60, а иногда и около 90 мм (Solms-Laubach, 1899; Mägdefrau, 1931). Внутреннее строение стебля сохраняется редко. Однако недавно (Снигиревская, Сребродольская, 1986) удалось впервые изучить анатомическое строение стебля дальневосточной плевромейи. Как свойственно всем плауновидным, проводящая система в стебле плевромейи занимает центральное положение и очень мала по сравнению с его диаметром. Оказалось, что тип проводящей системы можно охарактеризовать как разновидность радиальной протостелы. Вопреки представлениям многих исследователей признаки вторичного роста у плевромейи не обнаружены, что доказывает, что она являлась травянистым растением.

Сохранились небольшие фрагменты наружной поверхности стебля с листовыми рубцами (табл. I, *7*). Облик последних зависит от степени сохранности верхней поверхности стебля. Листовые рубцы расположены спирально. В середине их верхней части имеется след листового пучка, по обе стороны которого видны вытянутые треугольные площадки (основания их обращены к листовому следу, верхушки переходят в слегка изогнутые боковые линии). Размеры рубцов приблизительно одинаковы: они достигают ширины около 20 (средняя часть, до линий, около 10 мм), в высоту — 2—2.5 мм. По очертаниям срединной части они очень похожи на те, которые наблюдаются на экземпляре стебля из Бернбурга (Solms-Laubach, 1899, табл. III, фиг. 1). Единственное отличие от него — продолжение верхушек треугольных площадок в изогнутые боковые линии. Мне кажется, что это след прикрепления тонких краев пластинки листа у основания, чего не видно на более крупном стебле из Бернбурга, на котором и листья были более крупные и мясистые. Внутреннее строение стебля и его легкая сминаемость при захоронении, а также относительная толщина листьев (по крайней мере у основания) и поперечная морщинистость на них, наблюдавшаяся на европейских экземплярах (Mägdefrau, 1931), согласуются с представлением о плевромейе как о растении, развивавшем мощный слой водоносной ткани.

Нижняя часть стебля, переходящая в ризофор, изображена на табл. II, *1*. На ней и на других фрагментах ризофора видны овальные рубцы от многочисленных аппендиксов (1—2 мм в диам.). На одном экземпляре основания стебля (обр. № 31) наблюдаются образования, соответствующие четырем отросткам ризофора. На месте более развитого, но не сохранившегося виден входивший в него проводящий пучок.

Фрагменты листьев встречены как в виде отпечатков, так и в виде каменных ядер. Сохранились главным образом приосновные (наиболее крепкие) части листьев, верхушки их неизвестны. Все они расширены при основании и сужаются к верхушке. Вероятно, края листа у самого основания могли слегка подворачиваться, тогда в самой нижней части лист немного сужен, затем расширяется в приосновной части и кверху начинает постепенно сужаться. На участке более зрелого листа (табл. I, *11*) боковая сторона основания закругленная. Ширина листьев при основании 8—20, видимая наиболее узкая часть вверху — около 3 мм. Длина фрагментов листьев 20—40 мм. На некоторых листьях видны как бы две продольные жилки.

Целые стробилы также не найдены. Самый длинный фрагмент разрушенного с поверхности стробила достигает 70 мм при ширине 20 мм (табл. II, *4*). Ось его тонкая (3 мм), видна лишь местами. Спорофиллы приблизительно одинаковые по форме и размерам (округлые, около 10 мм в диам.), с широкой оторочкой или каймой, сидят тесно. На этом же образце (№ 18) есть отпечаток изолированного очень маленького спорофилла похожей формы диаметром около 6 мм. В коллекции имеются фрагменты и более крупного стробила (табл. II, *5*, *6*), самый большой из них достигает длины 72, а ширина стробила превышала 20 мм. На табл. II, *8* изображен очень небольшой фрагмент участка поверхности оси стробила с рубцами от прикрепления спорофиллов. Рубцы по форме слабо вогнуты в верхней части и выпуклые в нижней; высота их 1, ширина 4 мм. Изолированных спорофиллов сохранилось довольно много. Они различны по форме и размерам, по ширине оторочки или так называемой каймы. Наряду с округлыми встречены спорофиллы, имеющие ширину больше длины (таких большинство) и, наоборот, длину больше ширины. На некоторых из них наблюдаются продольные бороздки (около 12), которые ряд авторов считают следами трабекул. Самые крупные спорофиллы имеют в длину 18 и в ширину 21 мм. Ширина каймы на верхушке спорофиллов варьирует от 1 до 3 мм.

Сравнение. По всем основным морфологическим признакам дальневосточная плевромейя не отличается от европейского вида *P. sternbergii*. Можно только отметить, что на Дальнем Востоке пока не встречены такие крупные экземпляры стеблей, какие известны из Западной Европы и южных районов СССР. Возможно, что дальневосточная плевромейя была растением более мелкого размера. Однако известный материал пока невелик и не может идти в сравнение с огромным материалом, собранным в Западной Европе за все время изучения там плевромейи.

Геологическое и географическое распространение на Дальнем Востоке. Нижний триас, оленёкский ярус. Южное Приморье: о. Русский (мысы Житкова, Ахлестышева, Вятлина, Тобизина, бухты Парис, Чернышева); п-ов Муравьева-Амурского (мыс Басаргина, район Второй Речки); восточное побережье Уссурийского залива (мыс Ком-Пихо-Сахо, р. Шитухе); район залива Восток (р. Сибичуан). Среднее Приамурье: хр. Большие Чурки, р. Солонечная (район пос. Бабстово).

ЛИТЕРАТУРА

Добрускина И. А. Триасовые флоры Евразии. — Тр. ГИН АН СССР, 1982, вып. 365. 196 с. — *Добрускина И. А.* Вопросы систематики триасовых плауновидных. — Палеонт. журн., 1985, № 3, с. 90—104. — *Елиашевич М. К.* О перми и нижнем триасе в Южно-Уссурийском крае. — Геол. вестн. Л., 1928, т. VI, № 1—3, с. 75—81. — *Красилов В. А.*, *Захаров Ю. Д.* *Pleuromeia* из нижнего триаса. — Палеонт. журн., 1975, № 2, с. 133—139. — *Криштофович А. Н.* Открытие эквивалентов нижнеюрских пластов Тонкина в Уссурийском крае. — Мат. по геол. и пол. иск. ДВ (1921), 1923, № 22, с. 1—30. — *Криштофович А. Н.* *Pleuromeia sternbergii* Münst. и *Hausmannia ussuriensis* n. sp. из мезозойских отложений Уссурийского края. — Изв. Рос. АН (1923). Л., 1924, VI сер., т. 17, № 1—18, с. 291—300. — *Нейбург М. Ф.* *Pleuromeia* Corda из нижнетриасовых отложений Русской платформы: Тр. ГИН АН СССР, 1960, вып. 43, с. 65—95. — *Обручев В. А.* Геологический обзор Сибири. — М.: Гос. изд-во, 1927. 360 с. — *Обручев В. А.* Геология Сибири. Т. III. Мезозой и кайнозой. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 781—1358. — *Отчет* Геологического комитета Дальнего Востока за 1922 г. — Мат. по геол. и пол. иск. ДВ, Владивосток, 1923, № 26. 35 с. — *Садовников Г. Н.* Первая находка *Pleuromeia* на Таймыре. — ДАН СССР, 1982, т. 262, № 3, с. 706—710. — *Снигиревская Н. С.*, *Сребродольская И. Н.* Первая находка окаменелых стеблей *Pleuromeia* (*Lycopodiophyta*) с сохранившимся анатомическим строением. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 4, с. 411—415. — *Сребродольская И. Н.* Новые данные о распространении и времени существования *Pleuromeia* на территории СССР. — ДАН СССР, 1966, т. 171, № 3, с. 702—705. — *Bischof K. G.*, Abbildungen der *Sigillaria sternbergi*. — Zeitschr. Ges. Naturwiss., Halle, 1853, Bd 1, S. 257.— *Krassilov V. A.*, *Zakharov Y. D.* *Pleuromeia* from the Lower Triassic of the Far East of the USSR. — Rev. Palaeobot. Palynol., 1975, vol. 19, p. 221—232. — *Kryshtofovich A. N.* *Pleuromeia* and *Hausmannia* in Eastern Siberia, with a summary of Recent contributions to the paleobotany of the region. — Amer. J. Sci., New Haven, Connecticut, 1923, 5th Ser., vol. 5, N 27, p. 200—208. — *Mader D.* Stratigraphische, paläogeographische und palökologische Signifikanz der Fossilien im mitteleuropäischen Buntsandstein. Ein Literaturbericht.— Zbl. Geol. Paläont., Teil 1 (1983), Stuttgart, 1984, Hf 9/10, S. 1165—1217. — *Mägdefrau K.* Zur Morphologie und phylogenetischen Bedeutung der fossilen Pflanzengattung *Pleuromeia*. — Beih. Bot. Zbl., 1931, Bd 48, Hf 1, S. 119—137. — *Obrutschew W. A.* Geologie von Sibirien. — Berlin, 1926. 572 S. — *Potonié H.* Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzenreste. — Berlin, 1904, Zf. 38, 39, S. 1—15. — *Retallack G.* The life and times of a Triassic Lycopod. — Alcheringa, 1975, vol. 1, p. 3—29. — *Solms-Laubach H.* Über das Genus *Pleuromeia*. — Bot. Zeitung, Abt. 1, 1899, Jg. 1, S. 227—243. — *Wang Z.*, *Wang L.* A new species of the lycopsid *Pleuromeia* from the Early Triassic of Shanxi, China, and its ecology. — Palaeontology, London, 1982, vol. 25, pt. 1, p. 215—225. — *Wang L.* *Xie Z.*, *Wang Z.* On the occurrence of *Pleuromeia* from Quinshui in Shanxi Province. — Acta Pal. Sin., 1978, vol. 17, N 2, p. 195—212. — *White M. E.* *Cylomeia undulata* (Burges) gen. et comb. nov., a lycopod of the Early Triassic strata of New South Wales. — Records Austral. Mus., 1981, vol. 33, N 16, p. 723—734.

Всесоюзный научно-исследовательский
геологический институт
Ленинград.

Получено 1 VIII 1986.

SUMMARY

The brief history of the Far East *Pleuromeia* is given. This *Pleuromeia* is identical to the European species *Pleuromeia sternbergii* which was described and named by A. N. Krishtofovich in 1923—1924. So the use of the name *P. obrutschewii* Elias is incorrect. The description of new material from some locations of the south Primorye and one location of the Middle Amur region is given.

УДК 561 : 551.781.5 (234.81)

С. В. Викулин

О РАННЕОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ ПАСЕКОВА (ЮГ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ)

S. V. VIKULIN. ON THE EARLY OLIGOCENE FLORA FROM PASEKOVO (THE SOUTH OF THE MIDDLE RUSSIAN UPLAND)

Дана характеристика раннеолигоценовой флоры Пасекова. Она заполняет «лакуну» между субтропическими, волынскими (или так называемыми полтавскими) и теплоумеренными (например, флора Змиева) флорами европейской части СССР. Обсуждаются флористические связи с палеофлорами Евразии и современными флорами Юго-Восточной Азии и Северной Америки.

В 1983—1984 гг. С. В. Викулин, С. Г. Жилин и геолог В. П. Семенов в окрестностях с. Пасеково Воронежской обл. собрали около 500 штуфов и образцов бурого угля[1] с отпечатками растений великолепной сохранности и около 40 фрагментов лигнитизированных древесин таксодиевых (колл. 1392, БИН).

В 1985 г. геолог Ю. И. Иосифова прислала в лабораторию палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) 25 образцов бурого угля из скважин, пробуренных в районе с. Пасекова. Из двух скважин К. П. Проскурин совместно с автором статьи определили две небольшие флоры (скв. 6, гл. 11.2—12.0 и скв. 7, гл. 10.0—11.0 м), практически не различающиеся. Ископаемые древесины, полученные как из скважин, так и собранные Викулиным и Жилиным, были изучены Д. В. Громыко.

Монографическая обработка этих чрезвычайно интересных коллекций с учетом палеокарпологических и палеоксилологических определений, сделанных Проскуриным и Громыко, позволила автору установить 45 форм растений, относящихся к 22 семействам (см. таблицу).

Как видно из приведенного списка, в составе флоры Пасекова таксодиевые представлены несколькими родами: *Sequoia*, *Protosequoia*, *Taxodium*. Они представлены отпечатками листьев, побегов, обломками веточек, отдельными листьями, чешуями шишек, семенами, древесинами, фитолеймами листьев и семян. Значительное участие таксодиевых в раннеолигоценовой флоре Пасекова согласуется со спорово-пыльцевыми данными, полученными Е. Д. Заклинской (1953), А. А. Чигуряевой (1956), Л. А. Пановой (Семенов, 1965 : 185), Пановой (устное сообщение, 1985), А. А. Михелис (Бланк и др., 1980), А. Б. Стотландом (устное сообщение, 1986). Большое число и разнообразие таксодиевых являются одним из важнейших признаков начала олигоцена на юге СССР (Стотланд, устное сообщение, 1986).

---

[1] У геологов нет единого мнения по поводу стратиграфического положения пасековских бурых углей. Так, например, Я. М. Коваль (1957) датирует толщу угля с «отпечатками листьев» верхним олигоценом—нижним миоценом, основываясь на собственных представлениях о так называемом полтавском ярусе. Семенов относит эти же угли к «самым верхам верхнего эоцена», что соответствует верхней части касьяновской свиты, хотя в работах 1957—1961 гг. Семенов высказывал точку зрения о принадлежности пачки пасековских бурых углей к нижнему горизонту кантемировской свиты (нижний олигоцен) (Семенов, 1965: 102; 1972). Еще одна точка зрения была высказана М. Я. Бланком, В. Ю. Зосимовичем и А. А. Михелис. Согласно их представлениям, пласт угля залегает на границе киевской и харьковской свит, что в их понимании соответствует пограничным эоценово-олигоценовым отложениям (Бланк и др., 1980).

Раннеолигоценовая флора с. Пасекова (по данным изучения остатков листьев, плодов, семян и древесин)

Общая нумерация определений по коллекции С. В. Викулина и материалам Ю. И. Иосифовой	Порядковые номера определений по сборам С. В. Викулина (1983, 1984 гг.)	Порядковые номера определений по материалам Ю. И. Иосифовой (1985 г.)	Таксон	Число экземпляров	Авторы определений	Формы сохранности растений
			Сем. *Taxodiaceae*			
1	1	—	*Sequoia abietina* (Brongn.) E. Knobloch	6	В	о, ф
2	—	1	*Sequoia* sp. (вероятно, *S. abietina*)	7	П	с, фрагменты веточек, листьев
3	2	2	*Protosequoia caspia* Dorof.	3	Д; В, П	с, ф
4	—	3	*Protosequoia* sp.	1	Д	с
5	3	—	*Taxodium balticum* Sveshn. et Budants.	Более 100	В	ф
6	—	4	*T. palaeomucronatum* Dorof.	1	П	Чешуя
7	—	5	*T.* cf. *mucronatum* Ten.	3	П	1 чешуя, 2 обломка чешуй
8	—	6	*T. heeri* Dorof.	4	П	4 с, фрагменты семян
9	—	7	*Taxodium* sp. (вероятно, *T. balticum*)	10	П	Фрагменты листьев
10	4	—	*Taxodiaceae* gen. indet.	10	В	о
11	5	8	*Taxodioxylon taxodii* Goth.	Более 40	Г	Древесина
			Сем. *Lauraceae*			
12	6	—	*Laurophyllum* cf. *hypolanatum* Rüffle	1	В	о, ф
13	7	—	*Laurophyllum* sp.	5	В	ф
14	8	—	*Cinnamomum* sp. 1	2	В	о, ф
15	9	—	*Cinnamomum* sp. 2	1	В	о
			Сем. *Hernandiaceae*			
16	10	—	*Hernandia* sp.	9	В	о
			Сем. *Menispermaceae*			
17	11	—	(?) *Stephania* sp.	2	В	о

Продолжение таблицы

Общая нумерация определений по коллекции С. В. Викулина и материалам Ю. И. Иосифовой	Порядковые номера определений по сборам С. В. Викулина (1983, 1984 гг.)	Порядковые номера определений по материалам Ю. И. Иосифовой (1985 г.)	Таксон	Число экземпляров	Авторы определений	Формы сохранности растений
			Сем. *Moraceae*			
18	—	9	*Moraceae* gen. exot.	4	П	Эндокарпии
19	12	—	*Ficus* cf. *planicostata* Lesq.	1	В	о
			Сем. *Fagaceae*			
20	13	—	*Quercus pseudoalexeevii* Vikulin	11	В	о
21	14	—	*Q. pseudorobur* Kov.	1	В	о
			Сем. *Betulaceae*			
22	15	—	*Alnus* ex gr. *kolymensis* Dorof.	1	П	с
			Сем. *Salicaceae*			
23	16	—	*Populus populina* (Brongn.) E. Knobloch	1	В	о
			Сем. *Ericaceae*			
24	17	—	*Andromeda* sp.	1	В	о
			Сем. *Epacridaceae*			
25	—	10	*Epacridicarpum* cf. *mudense* M. Chandl.	Более 50	В, П	п
			Сем. *Symplocaceae*			
26	18	—	*Symplocos* sp.	12	В	о

Продолжение таблицы

Общая нумерация определений по коллекции С. В. Викулина и материалам Ю. И. Иосифовой	Порядковые номера определений по сборам С. В. Викулина (1983, 1984 гг.)	Порядковые номера определений по материалам Ю. И. Иосифовой (1985 г.)	Таксон	Число экземпляров	Авторы определений	Формы сохранности растений
			Сем. *Alangiaceae*			
37	29	—	*Alangium tiliifolium* (A. Br.) Krysht. et Borsuk	Более 60	В	о
			Сем. *Aquifoliaceae*			
38	30	—	*Ilex* sp.	1	В	о
			Сем. *Rhamnaceae*			
39	31	—	*Frangula rossmaessleri* (Ung.) Budants. et Sveshn.	1	В	о
			Сем. *Apocynaceae*			
40	32	—	*Apocynophyllum helveticum* Heer	Около 100	В	о
41	33	—	*A. firmum* (Heer) Sveshn. et Budants.	10	В	о
			Сем. *Bromeliaceae*			
42	34	—	*Bromelites dolinskii* Schmalh.	11	В	ф
43	35	—	*Moraceae*?, дисперсная фитолейма, вероятно, *Ficus*	1	В	ф
44	36	—	*Phyllites* sp., вероятно, *Rhamnus*	1	В	о
45	37	—	*Liliopsida* fam. indet.	2	В	о

Всего более 450 экземпляров

Примечание. Определения: В — С. В. Викулина, Г — Д. В. Громыко, Д — П. И. Дорофеева (1985), П — К. П. Проскурина, В, П — совместное определение Викулина и Проскурина. о — отпечатки, ф — фитолеймы, п — плоды, с — семена, тире — отсутствие вида или формы в коллекции Викулина или материалах Иосифовой. Число отпечатков приводится с учетом подсчета экземпляров на обнажении, не все из которых были взяты в коллекцию.

Продолжение таблицы

Общая нумерация определений по коллекции С. В. Викулина и материалам Ю. И. Иосифовой	Порядковые номера определений по сборам С. В. Викулина (1983, 1984 гг.)	Порядковые номера определений по материалам Ю. И. Иосифовой (1985 г.)	Таксон	Число экземпляров	Авторы определений	Формы сохранности растений
			Сем. *Myrsinaceae*			
27	19	—	*Myrsinaceae* gen. indet.	8	В	1 отпечаток с фитолеймой; дисперсные фитолеймы
			Сем. *Droseraceae*			
28	20	—	*Aldrovanda* sp.	2	Д; В, П	П. И. Дорофеев определил семя, полученное методом отмывки породы на ситах; Проскурин и Викулин определили семя, имевшее форму сохранности отпечатка
			Сем. *Rosaceae*			
29	21	—	*Sorbus prealnifolia* Vikulin	2	В	о, ф
			Сем. *Sapindaceae*			
30	22	—	*Sapindus* sp.	3	В	о
			Сем. *Aceraceae*			
31	23	—	*Acer tricuspidatum* A. Br. et Agass.	12	В	о
			Сем. *Nyssaceae*			
32	24	—	*Nyssa zhilinii* Vikulin et Pneva	2	В	о
33	25	—	*N. punctata* Heer	2	В	о
34	26	—	*N.* cf. *zaisanica* Grub.	1	В	о
35	27	—	*Nyssa* sp. 1	1	В	о
36	28	—	*Nyssa* sp. 2	1	В	Отпечаток семени

Отпечатки побегов *Taxodium balticum* с фитолеймами листьев позволили автору, изучившему анатомию эпидермы и устьиц ископаемого вида, провести сопоставление *T. balticum* вслед за D. Mai и H. Walther (1978) с современным горным мексиканским *T. mucronatum*. К этому же современному виду близки чешуи, определенные Проскуриным как *T. palaeomucronatum* и *T.* cf. *mucronatum*, отмеченные П. И. Дорофеевым в олигоценовой флоре Светлогорска (Калининградская обл.) (Дорофеев, 1963б).

Анатомическое исследование лигнитизированных древесин из Пасекова показало, что они представляют собой остатки древесины ствола и ветвей *Taxodioxylon taxodii* (определение Д. В. Громыко и И. А. Шилкиной), который был широко распространен в третичное время.

Для каждого из 33 образцов древесины Громыко (личное сообщение, 1986) изучил при помощи светового и сканирующего электронного микроскопа (SEM-JSM-35c) такие диагностические признаки, как тип поперечной стенки паренхимных клеток и поровость радиальных стенок трахеид. Степень сохранности ископаемой древесины позволяет удостоверить ее близость или даже принадлежность к *Taxodium*.

Интересен вымерший род *Protosequoia*. Во флоре Пасекова он представлен *P. caspia*, описанным Дорофеевым из олигоцена Казахстана (Актюбинская обл., ст. Караул-Кельды по железной дороге Орск—Гурьев, скв. 64, гл. 44—48 м) (Дорофеев, 1975). *Protosequoia*, сочетающая признаки современных *Sequoia* и *Sequoiadendron*, была широко распространена в Евразии и характерна для палеогена, хотя просуществовала до начала миоцена (Дорофеев, 1975; Дорофеев, устное сообщение, 1985). *Protosequoia* известна из эоцена Центральной Европы (Häring) (Mai, Walther, 1985) и олигоцена Западной Сибири (Томская обл., Белый Яр на р. Тым) (Дорофеев, 1963а, 1975).

Под разными названиями остатки *Protosequoia* известны еще из нескольких местонахождений: *Sequoia langsdorfii* — из олигоцена Прибалтики (Дорофеев, 1963б, рис. 1, фиг. 6) и *Taxodiaceae* gen. — из олигоцена Урала (Дорофеев, 1970, стр. 26, табл. 1, фиг. 5, 6). По мнению Дорофеева, эти остатки принадлежат отдельным видам (Дорофеев, устное сообщение, 1985).

Присутствие во флоре Пасекова *Taxodium balticum* и *Sequoia abietina* хорошо согласуется с недавними палинологическими исследованиями пасековского бурого угля Пановой, а также Стотландом, независимо друг от друга определившими *Metasequoia*, *Sequoia*, *Taxodium*.[2]

Для флоры характерны представители сем. *Lauraceae* и близкого к нему сем. *Hernandiaceae*: *Laurophyllum* cf. *hypolanatum* Rüffle, *Laurophyllum* sp., *Cinnamomum* sp., *Hernandia* sp.

Первый вид описан из эоценовой флоры Гайзельталя (ГДР). Виды сем. *Lauraceae* представлены отпечатками и фитолеймами, позволившими удостоверить эпидермально-кутикулярные признаки. Так, например, для *Laurophyllum* cf. *hypolanatum* в отличие от других видов форма-рода *Laurophyllum* очень характерны округлые основания волосков с сильно утолщенными стенками, достигающие в поперечнике 7—17 мкм, встречающиеся среди клеток эпидермы и устьиц. Клетки верхней эпидермы сильно кутинизированные, изодиаметрические, со слегка изогнутыми стенками. Клетки нижней эпидермы вытянутые, многоугольные, прямостенные. Устьичный аппарат достигает 20 (25)×21 (25) мкм. Лист имеет сильную жилку.

У отпечатка листа *Cinnamomum* удалось исследовать лишь верхнюю эпидерму, которой свойственны изодиаметрические клетки с сильно изогнутыми стенками.

Характерные щитовидные листья *Hernandia* впервые описываются в ископаемом состоянии. Большинство видов этого рода произрастает в тропических низинных и горных влажных лесах, обычно не выше 700 м над ур. м., некоторые виды приурочены к морским побережьям. Современные лавровые также предпочитают влажные местообитания низинных и горных тропических и субтропических лесов, обычны по берегам рек, часто встречаются в заболоченных лесах на торфяниках.

---

[2] Стотланд приводит для Пасекова также *Glyptostrobus* sp., *Cunninghamia* sp., *Taxodiaceae* gen. indet.

Фрагменты листьев со щитовидным основанием, принадлежность которых к *Menispermaceae* не вызывает сомнений, были условно определены как *Stephania*. Близкую форму основания имеют также виды родов *Cyclea* и *Paracyclea*. Щитовидные листья с высоко поднимающимися базальными жилками характерны для представителей сем. *Menispermaceae*. *Stephania*, наиболее распространенный и богатый видами среди *Menispermaceae* род Старого Света, произрастает в субтропической и тропической Азии, Африке, Австралии. Луносемянниковые предпочитают влажные, затененные местообитания: они обычны в зонах, затопляемых водой, и на болотах.

Среди представителей сем. *Fagaceae* интересен *Quercus pseudoalexeevii*, представленный 11 отпечатками зубчато-лопастных листьев с неравноотстоящими друг от друга боковыми и интеркалярными жилками. Для этого вида в отличие от *Q. alexeevii* Pojark. характерно вхождение в зубцы самой нижней пары вторичных жилок, тогда как у *Q. alexeevii* в зубцы вторичные жилки заходят начиная лишь с третьей, а чаще — с четвертой или пятой пары (считая от основания листа).[3]

Q. pseudoalexeevii близок *Q. palustris* Muenchn. (подрод *Erythrobalanus*), произрастающему в болотах атлантических и западных штатов США.

Широко известный в миоценовых флорах Евразии *Q. pseudorobur* во флоре Пасекова представлен одним отпечатком. Недавно этот вид был обнаружен в позднеолигоценовой флоре Алтын-Шокысу (Западный Казахстан) (Жилин, 1974; Жилин, Андреев, 1984). Находка этого вида в Пасекове является подтверждением сведений вышеупомянутых авторов о том, что этот вид встречался и в олигоцене. Пасековская находка в настоящее время является самой древней для Евразии.

Наличие листопадного элемента тургайского экологического типа во флоре Пасекова — *Populus populina*, *Nyssa zhilinii* и *Acer tricuspidatum* — свидетельствует о переходном характере этой флоры. Небольшое число отпечатков листьев этих видов объясняется, очевидно, начальным этапом становления такого типа переходной флоры, которому свойственно доминирование термофильного элемента.

Для флоры Пасекова характерен вымерший род *Epacridicarpum* M. Chandl. (*Ericales*), описанный M. Chandler (1960) по материалам из верхнеэоценовых отложений Англии. Находка *Epacridicarpum* в Пасекове — первая в СССР. Ближе всего пасековские *Epacridicarpum* к плодам, описанным Mai и Walther (1978) в раннеолигоценовой флоре Tagebau Peres (хазельбахская серия) как *E. mudense* M. Chandl. Этот вымерший род характерен для эоценовых и раннеолигоценовых флор Западной Европы. Несомненно, что *Epacridicarpum* относится к пор. *Ericales*. Однако принадлежность рода к современному семейству установить сложнее. В литературе имеются указания на принадлежность *Epacridicarpum* ряду близких семейств пор. *Ericales* : *Epacridaceae* (Chandler, 1960), *Cyrillaceae* (Mai, Walther, 1978), *Ericaceae* (Friis, 1985). Chandler (1960: 214) характеризует этот род как «a form-genus for fruits referable to *Epacridaceae* of which the nearer relationship is not known».

Сем. *Nyssaceae* представлено несколькими видами рода *Nyssa*, среди которых наибольший интерес представляет новый вид — *N. zhilinii* (назван в честь ботаника С. Г. Жилина), являющийся единственным для территории СССР достоверным описанием (по отпечатку) ископаемого вида, родственного современному североамериканскому *N. aquatica* L., для последнего характерны листья с одиночными зубцами, встречающимися преимущественно в верхней части листа. Этот вид описан по трем отпечаткам листьев (2 — с горы Ашутас, верхний олигоцен или нижний миоцен и 1 — из с. Пасеково) Викулиным и Г. П. Пневой (1986). Род *Nyssa* характеризуется разорванным ареалом — остатком обширной территории распространения рода в третичное время (Wu, 1983). 3—4 вида этого рода обитают в атлантических штатах США, 2 — в Юго-Восточной Азии (Little, 1983). Современный вид *N. aquatica* участвует совместно с болотным кипарисом (*Taxodium distichum* (L.) Rich.) в растительных группировках заболоченных лесов низменностей Юго-Востока США. Там же произрастают *Nyssa biflora* Walt. и *N. ogeche* March. — виды с цельнокрайными листьями, близкие ископаемым *N. punctata* и *N. zaisanica*, которые росли в Пасекове вместе с *N. zhilinii*. Первый из этих видов (*N. punctata*) отмечен также во флоре Светлогорска (Калининградская обл.) (Буданцев, Свешников, 1964). Среди ископаемых видов *N. zhilinii* ближе всего не к евразиатским, а к таким североамериканским видам, как *N. hesperia* Berry (Smiley e. a., 1975, J. Paleontol. 49, 5 : 836).

---

[3] И. А. Ильинская (1980, 1982) считает такие признаки, как характер захождения вторичных жилок в зубцы, соотношение числа зубцов и вторичных жилок, очень важными для диагностики лопастных листьев дубов подрода *Erythrobalanus*.

Родственное сем. *Nyssaceae* сем. *Alangiaceae* представлено большим числом отпечатков листьев (более 60) *Alangium tiliifolium*. Наряду с находкой этого вида в позднеэоценовой флоре с. Горного (Зайсанская котловина, Восточный Казахстан) (Ильинская, 1984) находка *A. tiliifolium* в Пасекове является одной из самых древних для данного вида. Часто встречающиеся в позднетретичных буроугольных отложениях Евразии отпечатки листьев *A. tiliifolium* — вида, характерного, вероятно, в третичное время для влажных местообитаний, сопоставляются обычно с современным видом *A. chinense* (Lour.) Rehd. (Ильинская, 1968).

Сем. *Apocynaceae* представлено форма-родом *Apocynophyllum*. Наличие во флоре Пасекова двух видов этого рода — *A. helveticum* и *A. firmum* — связывает эту флору с раннеолигоценовой флорой Светлогорска. На территории СССР *A. helveticum* известен из Светлогорска на Самбийском полуострове и встречен Жилиным (1986) в большом количестве в верхнеолигоценовом местонахождении Змиев (Харьковская обл.). Тургайское плато является крайним восточным пределом распространения этого вида (Жилин, 1984). В Центральной и Восточной Европе *A. helveticum* характерен для олигоцена (Mai, Walther, 1978; Жилин, 1986). *A. firmum* свойственны более мелкие и узкие листья, представленные в Пасекове 10 отпечатками, тогда как *A. helveticum* более обилен (около 100 отпечатков).

Большой интерес представляет находка *Bromelites dolinskii* (*Liliopsida*), впервые отмеченного И. Ф. Шмальгаузеном (1884) в среднеэоценовом[4] местонахождении Екатеринополье (Украина). Наличие *B. dolinskii*, а также представителей семейств *Lauraceae*, *Hernandiaceae*, *Menispermaceae*, *Moraceae*, *Symplocaceae*, *Myrsinaceae*, *Sapindaceae*, *Apocynaceae* свидетельствует о значительной роли термофильного элемента во флоре Пасекова. Некоторые из видов имеют совершенно несомненные эоценово-олигоценовые палеофлористические связи. Среди них *Bromelites dolinskii*, *Laurophyllum* cf. *hypolanatum*, *Epacridicarpum* cf. *mudense*, *Myrsinaceae*, *Protosequoia caspia*.

В то же время присутствует и листопадный или теплоумеренный («тургайский») элемент, представленный в Пасекове небольшим числом видов: *Acer tricuspidatum*, *Populus populina*, *Sorbus prealnifolia*.

Флора Пасекова, так же как и близкая к ней по возрасту флора Тима (Курская обл.) (а возможно, и несколько более древняя, чем флора Пасекова), представляют собой один из первых (начальных) этапов внедрения «тургайского» (теплоумеренного, листопадного) элемента в ядро субтропической эоценовой флоры. На юге Среднерусской возвышенности в раннеолигоценовое время существовала своеобразная по составу флора, состоявшая из смеси вечнозеленых, термофильных и листопадных, теплоумеренных элементов. К концу олигоцена на территории европейской части СССР существовали флоры тургайского экологического типа, представителем которых является позднеолигоценовая флора Змиева.

Растительная группировка, существовавшая в Пасекове, может быть охарактеризована как сообщество Taxodium—Nyssa (современные аналоги этого сообщества — в ассоциациях субтропических болот Юго-Востока США: Флорида, дельтовая часть Миссисипи) с разнообразными видами теплоумеренных и субтропических, термофильных растений, имеющих флористические связи как с современными североамериканскими видами, так и с видами из Южной и Юго-Восточной Азии.

---

[4] Суждение о среднеэоценовом возрасте флоры Екатеринополья подтверждается недавними данными палинологического анализа образца бурого угля из коллекции Шмальгаузена, хранящегося в Горном институте (Ленинград). Палинологический анализ проведен Л. А. Пановой (ВСЕГЕИ) по просьбе автора в начале 1986 г.

ЛИТЕРАТУРА

Бланк М. Я., Зосимович В. Ю., Михелис А. А. О верхнеэоценовых и олигоценовых образованиях Северо-Восточной Украины. — Геол. журн., 1980, т. 40, № 4, с. 25—33. — *Буданцев Л. Ю.* Олигоценовая флора Северного Приаралья.— В кн.: Проблемы ботаники. Т. 4. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 190—252. — *Буданцев Л. Ю., Свешникова И. Н.* Третичная флора Калининградского полуострова. Ч. 4. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1964, сер. 8, вып. 5, с. 83—112. — *Викулин С. В., Пнева Г. П. Nyssa zhilinii* (*Nyssaceae*) — новый третичный вид из Пасеково (Среднерусская возвышенность) и Ашутаса (Восточный Казахстан). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 9, с. 1266—1270. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Западной Сибири. Л.: Изд-во АН СССР, 1963а. 346 с. — *Дорофеев П. И.* О третичной флоре г. Светлогорска Калининградской области. — ДАН СССР, 1963б, т. 152, № 4, с. 983—984. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Урала. Л.: Наука, 1970. 67 с. — *Дорофеев П. И.* К систематике некоторых *Taxodiaceae*. — Палеонт. журн., 1975, № 1, с. 105—116. — *Жилин С. Г.* Третичные флоры Устюрта. Л.: Наука, 1974. 124 с. — *Жилин С. Г.* Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене—раннем миоцене Казахстана. — Комаровские чтения, 33. Л.: Наука, 1984. 112 с. — *Жилин С. Г.* Смена экологических типов флоры на Украине и юге Среднерусской возвышенности в конце палеогена—начале неогена. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986, с. 76—91. — *Жилин С. Г., Андреев А. Г.* Новые данные о позднеолигоценовой флоре возвышенности Алтын-Шокысу (Северное Приаралье). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 12, с. 1603—1611. — *Заклинская Е. Д.* Описание некоторых видов пыльцы и спор, выделенных из третичных отложений пасековского карьера Воронежской области. — Тр. Ин-та геол. наук, 1953, вып. 142, геол. сер., № 59, с. 60—115. — *Ильинская И. А.* Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 107 с. — *Ильинская И. А.* К систематике ископаемых *Fagaceae* СССР (установленных по остаткам листьев и цветков и отпечаткам плодов). — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 20—29. — *Ильинская И. А. Fagaceae.* — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982, с. 60—120. — *Ильинская И. А.* Эоценовые флоры Зайсанской впадины (Восточный Казахстан). — В кн.: Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества. Л.: Наука, 1984, т. 27, с. 247—257. — *Коваль Я. М.* Материалы для изучения полтавского яруса. 2. О пасековском местонахождении буроугольной флоры. — Зап. геолог. фак. Харьков. ун-та, 1957, т. 14, с. 261—268. — *Семенов В. П.* Палеоген воронежской антеклизы. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1965. 279 с. — *Семенов В. П.* Палеогеновая система. — В кн.: Геология, гидрогеология и железные руды бассейна Курской магнитной аномалии. Т. 1. Геология. Кн. 2. Осадочный комплекс. М.: Недра, 1972, с. 202—229. — *Чигуряева А. А.* Атлас микроспор из третичных отложений СССР. — Харьков: Изд-во Харьков. ун-та, 1956. 118 с. — *Шмальгаузен И. Ф.* Материалы к третичной флоре юго-западной России. — Зап. Киев. об-ва естествоисп., 1884, т. 7, вып. 2, с. 5—144. — *Chandler M. E. J.* Plant remains of Hengistbury and Barton Beds. — Bul. Brit. Mus. Nat. Hist., 1960, vol. 4, N 6, p. 193—238. — *Friis E. M.* Angiosperm fruits and seeds from the Middle Miocene of Jutland (Denmark). København, 1985. 165 p. — *Little E. L.* North American trees with relationships in eastern Asia. — An. Miss. Bot. Gard., 1983, vol. 70, N 4, p. 605—615. — *Mai D. H., Walther H.* Die Floren der Haselbacher Serie im Weibelster—Becken (Bezirk Leipzig, DDR). — Abhandl. Staat. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 1978, Bd 28, S. 1—200. — *Mai D. H., Walther H.* Die obereozänen Floren der Weibelster-Beckens und seiner Randgebiete. — Abhandl. Staat. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 1985, Bd 33, S. 1—176. — *Smiley C. J., Gray J., Huggins L. M.* Preservation of Miocene fossils in unoxidised lake deposits, Clarkia, Idaho. — J. Paleontol., 1975, vol. 49, N 5, p. 833—844. — *Wu Zh.* On the significance of pacific inter-continental discontinuity. — An. Miss. Bot. Gard., 1983, vol. 70, N 4, p. 577—586.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 VI 1986.

SUMMARY

The Pasekovo brown coal early oligocene flora is composed of 45 species, distributed among 22 families. It represents a Taxodium-Nyssa forest with numerous evergreen (including *Bromeliaceae*, *Lauraceae*, *Myrsinaceae*) species and deciduous species, such as *Populus populina*, *Acer tricuspidatum* that have modern analogues in South-Eastern Asia, South-Eastern North America and Mexico.

УДК 581.3

Т. Б. Батыгина, В. Е. Васильева

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОЛОГИИ. АВТОНОМНОСТЬ ЗАРОДЫША И ЭМБРИОКУЛЬТУРА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

T. B. BATYGINA, V. E. VASILYEVA. APPLIED ASPECTS OF EMBRYOLOGY. THE AUTONOMY OF AN EMBRYO AND THE EMBRYO CULTURE OF FLOWERING PLANTS

При использовании системного комплексного подхода к изучению дифференциации зародыша выявлена стадия автономности у некоторых покрытосеменных. Автономность зародыша рассматривается как особое структурно-функциональное состояние зародыша, отражающее его независимость от окружающих тканей и проявляющееся в его способности завершить нормальный эмбриогенез вне материнского организма и развиться в нормальное растение. Дано определение полной и относительной автономности зародыша. Показана видоспецифичность стадии автономности зародыша у цветковых. Вероятно, можно говорить о прогрессивной автономизации онтогенеза и рассматривать ее у отдельных таксонов как направленный процесс эволюции живых систем. На примере культивирования гибридных зародышей и получения гаплопродукции показано практическое значение изучения всех стадий эмбриогенеза, и прежде всего стадии автономности, при использовании эмбриокультуры в селекции.

Познание закономерностей зарождения и первых этапов формирования организма является необходимой теоретической основой моделирования и управления онтогенезом растений. В связи с тем, что дифференциация зародыша происходит в системе зародыш—окружающая среда, немаловажное значение имеет изучение взаимосвязей зародыша с тканями материнского растения, механизмов становления самостоятельности (автономности) зародыша.

Вопрос о самостоятельности зародыша растений обсуждается в литературе уже давно, однако, как правило, решается односторонне. Зависимость зародыша от материнского организма рассматривается либо в аспекте морфогенетических взаимосвязей с эндоспермом (Тахтаджян, 1966; Поддубная-Арнольди, 1976, и др.), либо только в аспекте физиологической самостоятельности (метаболической независимости) и способности к прорастанию (Цингер, 1958; Raghavan, 1976, и др.).

Успехи, достигнутые в области экспериментальных наук, позволили по-новому подойти к этой проблеме. Нами разработан системный комплексный подход к проблеме дифференциации зародыша (Батыгина, Васильева, 1983), основными положениями которого являются:

1. Зародыш, как и любой объект, — это система, состоящая из определенных структурных элементов, между которыми существуют строго определенные морфофизиологические корреляции.
2. Дифференциация зародыша протекает в системе зародыш—окружающая среда (среда — это прежде всего ткани материнского растения).
3. Зародыш любого растения является частью системы зародышей определенного типа. Например, зародыш пшеницы принадлежит системе зародышей злаковых (тип Graminad-Poaceae, Батыгина, 1974). Этот тип зародыша входит в общую классификацию зародышей цветковых растений. Далее зародыш как организм относится к определенному таксону — виду, роду, семейству, порядку и т. д., т. е. к системе, но более высокого ранга.

Системный комплексный подход осуществим при определенном сочетании разнообразных способов и методов исследования (описательных и экспериментальных): изучение эмбриогенеза в динамике и сопоставление кинетики морфологических и физиолого-биохимических процессов, происходящих в зародыше; изучение процесса формирования зародыша во взаимосвязи с окружающими тканями материнского организма; сравнение закономерностей роста и дифференциации зародыша in situ, in vivo и in vitro; использование в качестве объектов исследования видов растений, контрастирующих по типу эмбриогенеза (например, по числу семядолей, клеточному или ценоцитному строению, проэмбрио, наличию или отсутствию эндосперма, перисперма и т. д.); моделирование условий для каждого этапа развития зародыша и проростка.

Этот подход позволил выявить ряд критических стадий в эмбриогенезе цветковых растений, и в частности стадию автономности (Батыгина, 1974; Batygina e. a., 1978; Батыгина, Васильева, 1979; Batygina, Vasilyeva, 1981; Батыгина и др., 1983; Васильева, Батыгина, 1981).

Под автономностью в теоретическом (абстрактном) смысле мы понимаем независимость организма от всех внешних факторов среды. Говоря об автономности зародыша как нового организма, мы рассматриваем независимость его прежде всего от материнского организма. Таким образом, автономность зародыша — особое структурно-функциональное состояние, отражающее его независимость от окружающих тканей и проявляющееся в его способности завершить нормальный эмбриогенез вне материнского организма и развиться в нормальное растение.

Следует выделять полную автономность, при которой зародыш-проросток (т. е. новый организм) не зависит от тканей материнского растения. Она достигается по завершении прорастания и образования проростка, когда все связи с материнским организмом (плодом, семенем) исчезают. У различных видов эта связь прерывается в разное время, что обусловлено конкретным строением семени (наличие перисперма, интегументов и т. д.) и плода (плодовой оболочки).

Учитывая, что взаимоотношения зародыша с материнскими тканями очень сложные и многосторонние, необходимо выделять относительную автономность зародыша — независимость относительно конкретных факторов материнского организма (гормонов и других физиологически активных веществ, углеводов и т. д.).

Становление автономности — сложный длительный многоступенчатый процесс. В каждом конкретном эксперименте, когда ставится задача приблизиться к управлению процессом становления автономности, для удобства познания мы расчленяем этот процесс на отдельные ступени, подразумевая под ними определенную связь зародыша с материнским организмом. В связи с этим следует ввести понятие степень автономности, являющуюся в основном количественным и временны́м выражением зависимости зародыша от материнского фактора.

Стадию автономности зародыша можно рассматривать как один из этапов автономизации онтогенеза (Шмальгаузен, 1968), характеризующийся комплексом морфофизиологических показателей, специфичных для каждого вида растений. Вероятно, можно говорить о прогрессивной автономизации онтогенеза и рассматривать ее у отдельных таксонов как направленный процесс эволюции живых систем.

Стадию автономности можно выявить методом культуры in vitro — по способности зародыша завершить нормальный эмбриогенез и дать нормальное растение на минерально-сахарозной среде без гормонов.

Начатые в 1973 г. в лаборатории эмбриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) комплексные экспериментальные исследования эмбриогенеза некоторых покрытосеменных растений показали, что на определенном этапе дифференциации зародыш становится автономным. Это — наиболее важная фаза эмбриогенеза, так как именно с нее начинается относительно самостоятельное (автотрофное) развитие зародыша.

В качестве объектов были взяты представители нескольких семейств, отличающихся друг от друга рядом морфологических признаков (числом семядолей, типом строения проэмбрио, степенью развития эндосперма и др.): *Nelumbo nucifera* Gaertn. (*Nelumbonaceae*), *Vicia faba* L. (*Fabaceae*), *Triticum aestivum* L.

(*Poaceae*), *Paeonia anomala* L., *P. suffruticosa* Andr., *P. lactiflora* Pall. (*Paeoniaceae*), *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (*Orchidaceae*).

При использовании в качестве тест-среды модифицированной среды Мурасиге и Скуга, лишенной гормонов (Васильева, Батыгина, 1981), было обнаружено, что автономность зародышей у рассмотренных видов проявляется на разных стадиях развития: лотос — сформированные семядоли и хорошо развитая почечка; конские бобы — сформированные семядоли и начало образования апекса побега; пшеница — начало формирования щитка и апекса побега; пион — начало дифференциации семядолей, апекс побега морфологически не выражен; орхидея — проэмбрио (см. рисунок).

Полученные результаты, а также некоторые литературные данные (Калинин, 1960; Page-Degivry, 1970; Monnier, 1976; Sharma, Gill, 1982; Давоян, Батыгина, 1982—1983, и др.) позволили нам впервые сделать заключение, что стадия, начиная с которой изолированный зародыш способен завершить нормальный эмбриогенез с последующим образованием нормального растения, видоспецифична. Таким образом, распространенное мнение о том, что стадия, с которой зародыш становится независимым от материнского организма, одинакова для всех покрытосеменных и характеризуется дифференциацией семядолей и точки роста, нами не подтвердилось.

Различия в степени дифференциации зародышей покрытосеменных, достигнутой ими на стадии автономности, обусловлены разным характером структурных и функциональных взаимосвязей зародыша с окружающими тканями материнского растения и особенностями формирования проростка и растения в целом, что в свою очередь определяется генетикой.

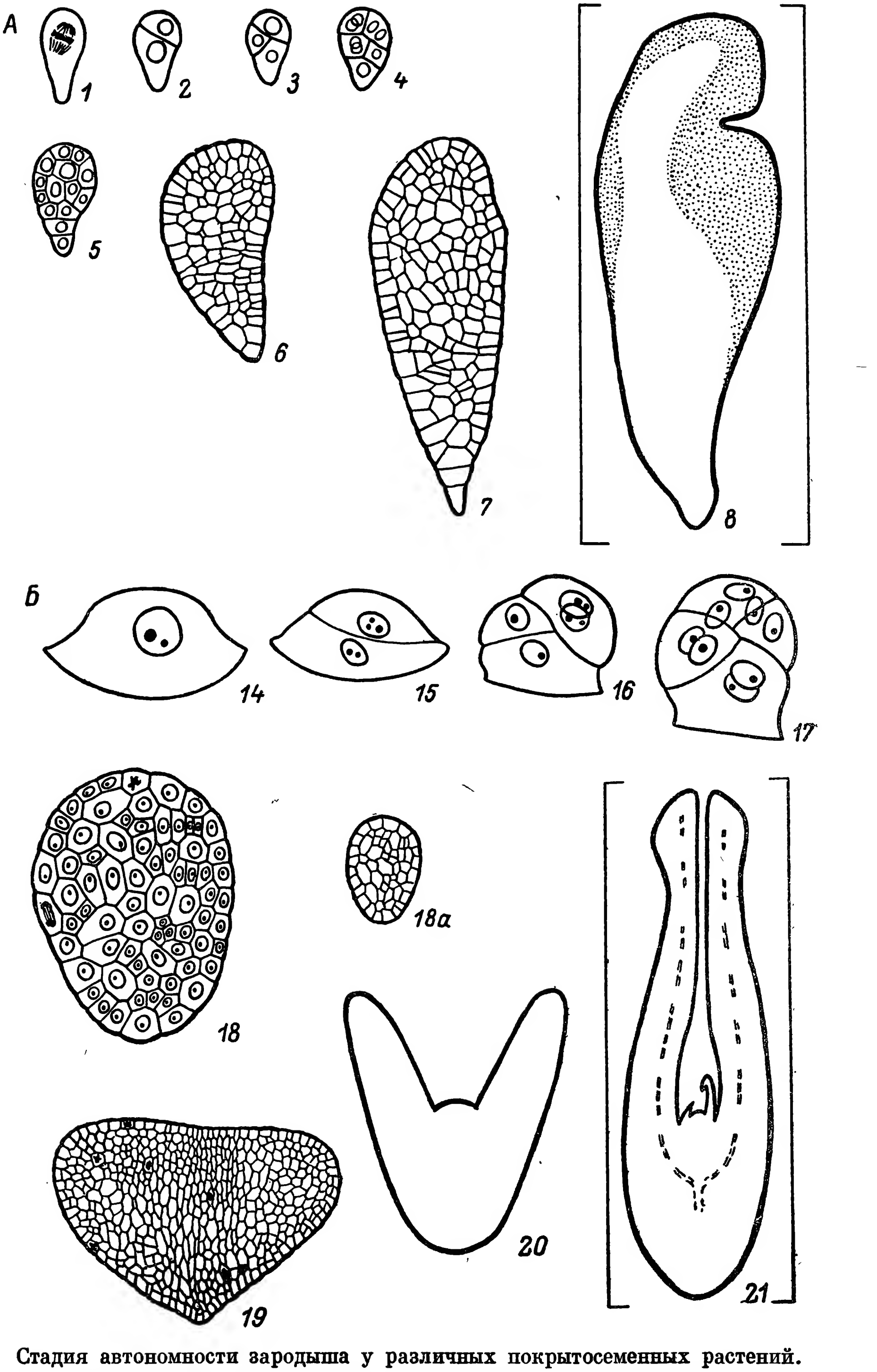
Особо следует отметить, что развитие растения в эмбриокультуре у изученных видов начинается только со стадии, когда зародыш приобретает независимость от экзогенных гормонов. Эта особенность является, вероятно, одним из важнейших показателей его автономности. По-видимому, к этому времени в зародыше имеется определенный уровень эндогенных регуляторов роста, обеспечивающих в сочетании с другими веществами дальнейшую нормальную дифференциацию зародыша и его прорастание.

Изучение всех этапов развития зародышей растений — необходимая теоретическая предпосылка ряда прикладных исследований, проводимых с помощью метода эмбриокультуры: преодоление несовместимости при отдаленной гибридизации, получение гаплопродукции, сокращение периода покоя семян, выбор оптимального срока сбора урожая и др.

Культура зародышей на ранних стадиях эмбриогенеза является одной из сложнейших и важнейших проблем современной биологии, в частности экспериментальной ботаники, генетики и селекции (Johri, 1975; Raghavan, Srivastava, 1982, и др.). До сих пор никому не удавалось вырастить нормальные растения в условиях культуры in vitro из изолированной зиготы и зародышей на самых ранних этапах развития. В большинстве работ по культуре зародышей последние изолируют из семени на относительно поздних стадиях развития, когда они прошли на материнском организме основной путь развития.

Известно, что гибридные зародыши часто гибнут в зародышевом мешке, поэтому для успешного дальнейшего развития необходимо извлекать зародыши из зародышевого мешка и высаживать их на искусственную питательную среду. Экспериментатор должен учитывать, что в культуре in vitro зародыш разовьется в нормальное растение лишь в том случае, если он будет изолирован на стадии автономности. Сегодня нам неизвестны условия культивирования, при которых проявляется относительная автономность зиготы или зародыша, выделенного на более ранних стадиях развития. Обычно такие зародыши гибнут или отдельные их клетки пролиферируют, образуя каллус.

В настоящее время эмбриокультура широко применяется для получения дигаплоидных линий ячменя с использованием при гибридизации гаплопродюсера *Hordeum bulbosum*. Эмбриологические исследования показали, что при скрещивании *H. vulgare*×*H. bulbosum* в зародышевом мешке происходит элиминация хромосом *H. bulbosum*, в результате чего получаются гаплоидные зародыши *H. vulgare*. Своевременная изоляция зародышей в культуре in vitro и успешная диплоидизация полученных растений дают возможность создать гомозиготные



Стадия автономности зародыша у различных покрытосеменных растений.

А (*1—13*) — эмбриогенез *Triticum aestivum*; *Б* (*14—22*) — эмбриогенез *Nelumbo nucifera* (*8*, *9*, *21* — стадия автономности); *В* — схема, иллюстрирующая видоспецифичность стадии автономности зародыша. *I* — *Nelumbo nucifera*, *II* — *Vicia faba*, *III* — *Triticum aestivum*, *IV* — *Paeonia anomala*, *V* — *Dactylorhiza maculata*.

линии, которые представляют собой ценный исходный генетический материал для селекции. В естественных условиях гаплоидные зародыши в зерновках не смогли бы пройти дальнейшей нормальной дифференциации, не достигли бы стадии автономности и погибли бы вследствие ненормального развития эндосперма и нарушения корреляции между развивающимся зародышем, эндо-

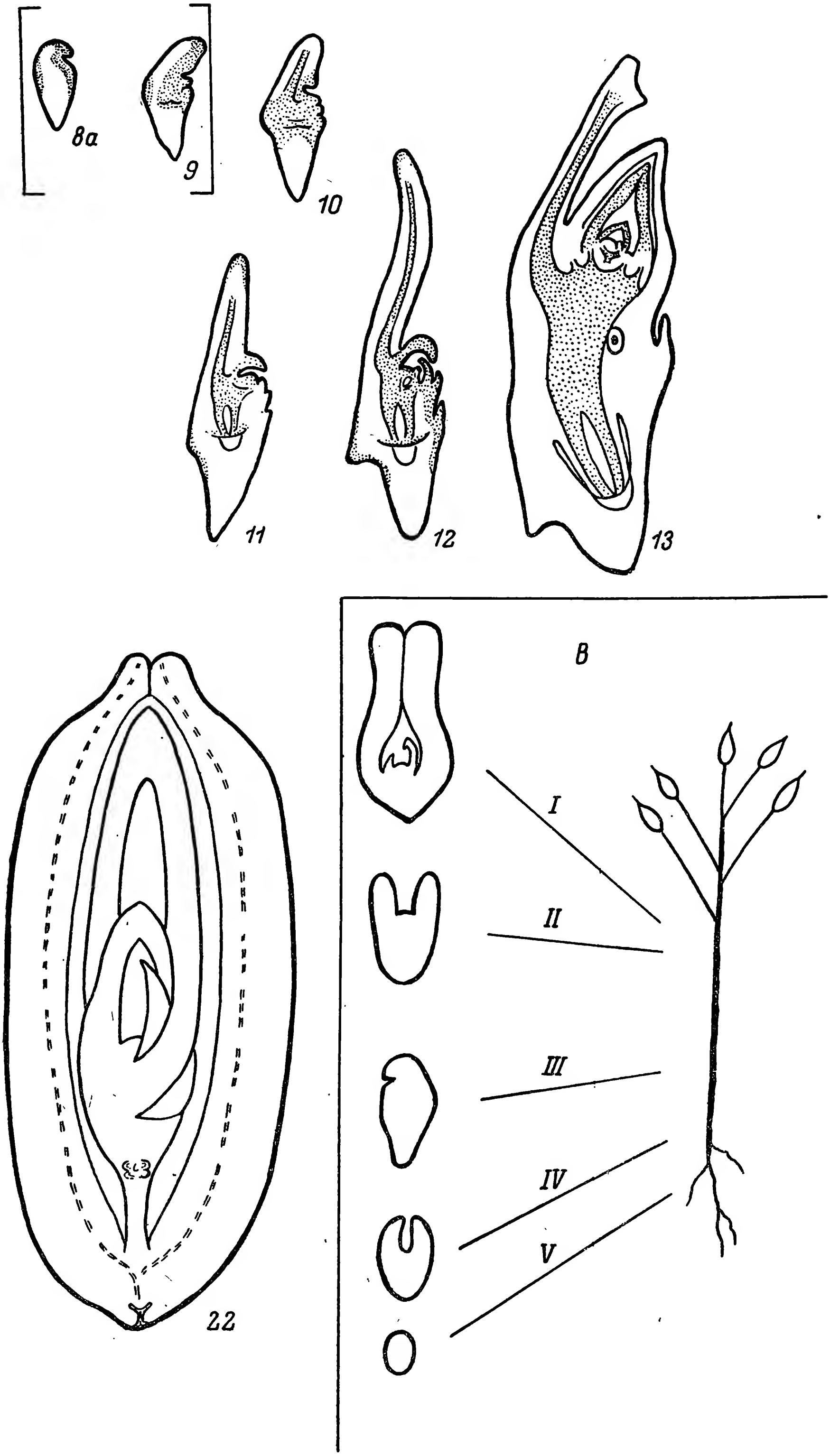


Рис. *(продолжение)*.

спермом и другими материнскими тканями. Вычленив зародыш и поместив его в пробирку, мы компенсируем недостаток эндосперма добавлением в среду различных физиологически активных веществ, в частности гормонов, и добиваемся тем самым относительной автономности зародыша уже в искусственных условиях (имеется в виду автономность гаплоидного зародыша относительно гормонов). Таким приемом можно преодолеть несовместимость при отдаленной гибридизации между зародышем и эндоспермом и окружающими тканями.

С. Ф. Лукьянюк и С. А. Игнатова (1980) провели детальное исследование автономности гаплоидных и диплоидных зародышей ячменя. Они установили, что диплоидный зародыш становится автономным к 13—14 сут после опыления, когда достигает размеров более 2 мм. Эмбриологический анализ подтвердил, что это — стадия формирования щитка и точки роста (апекса побега). Гаплоидные зародыши таких размеров не могли пройти дальнейшей дифференциации на простой безгормональной среде, на которой шло нормальное развитие диплоидных зародышей. Они нуждались в средах с добавлением различных физиологически активных веществ. Авторы разработали такие среды, что позволило им с помощью гибридизации с гаплопродюсером *H. bulbosum* получить новые формы ячменя.

Сходные данные относительно стадии автономности зародыша ячменя были получены И. Р. Рахимбаевым и Е. Д. Азимовой (неопубликованные данные).

В последнее время зародыш злаков используется как объект для получения массового количества регенерантов. В этом случае изолируют зародыш на разных стадиях развития либо вычленяют отдельные его органы. При их культивировании на различных средах образуется каллус, который используется как материал для получения регенерантов разного происхождения. В отдельных случаях до посадки на искусственную среду изолированный зародыш, соцветие или целое растение подвергают воздействию различными факторами (облучение, температура и др.). Это также является одним из нетрадиционных приемов получения большого количества генетически неоднородного материала для создания новых форм и сортов растений.

Таким образом, выявление нового признака — автономность зародыша — является иллюстрацией положения, когда теория и практика идут рука об руку и могут рассматриваться как один из новых подходов нетрадиционной технологии и селекции. Необходимо еще раз подчеркнуть, что детальное исследование эмбриологии изучаемого объекта дает возможность перейти к научному обоснованию подбора сред и условий для культивирования генеративных структур, в том числе зародышей.

При использовании эмбриокультуры в селекционных целях желательно применять системный комплексный подход. Такой подход позволяет глубже понять механизмы дифференциации, моделировать эмбриогенез и, следовательно, управлять онтогенезом в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.* Поведение зародышей некоторых покрытосеменных в культуре in vitro. — Тез. докл. на III Всес. конф. «Культура клеток растений». Абовян: Изд-во АН АрмССР, 1979, с. 129—130. — *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.* Целесообразность системного подхода к проблеме дифференциации зародыша покрытосемянных растений. — Онтогенез, 1983, т. 14, № 3, с. 304—311. — *Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е., Васильева В. Е.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. III. Эмбриогенез *Nelumbo nucifera*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 311—325. — *Васильева В. Е., Батыгина Т. Б.* Культивирование in vitro зародышей и семяпочек лотоса, изолированных на разных стадиях развития. — Физиол. раст., 1981, т. 28, № 2, с. 319—327. — *Давоян Э. И., Батыгина Т. Б.* Выявление стадии автономности зародыша риса и пути морфогенеза в культуре in vitro. — Тез. докл. на VIII Всес. симп. «Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза». Ташкент: Фан УзССР, 1982/1983, с. 58—59. — *Калинин Ф. Л.* Морфофизиологическая периодичность эмбриогенеза покрытосеменных растений. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1960, № 6, с. 886—908. — *Лукьянюк С. Ф., Игнатова С. А.* Методы культуры тканей и органов в селекции растений. Методические рекомендации. Одесса: ВСГИ, 1980. 21 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 508 с. — *Тахтаджян А. Л.* Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Цингер Н. В.* Семя, его развитие и физиологические свойства. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 285 с. — *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 451 с. — *Batygina T. B., Freiberg T. E., Vasilyeva V. E.* Development of excised embryos in *Paeonia* species. — Abstr. Indo-Soviet. Symp. «Embryology of crop plants», held in Leningrad, August 23—26, 1977. New Delhi (India), 1978, p. 17. — *Batygina T. B., Vasilyeva V. E.* Experimental study of embryo differentiation in angiosperms. — Acta Soc. Bot. Polon., 1981, vol. 50, N 1—2, p. 257—263. — *Johri B. M.* Organogenesis in embryo and endosperm cultures of angiosperms. Seventh Philip R. White Memorial Lecture. Delhi (India), 1975. 24 p. — *Monnier M.* Culture in vitro de l'embryon immature de *Capsella*

bursa-pastoris Moench. (1). — Rev. Cytol. et Biol. Végét., 1976, vol. 39, N 1—2, p. 1—120. — *Page-Degivry M. T.* Dormance de graine associée á une immaturité de l'embryon: étude en culture in vitro chez *Magnolia soulangeana* Soul. Bed. et *Magnolia grandiflora* L. — Planta, 1970, vol. 90, N 3, p. 267—271. — *Raghavan V.* Experimental embryogenesis in vascular plants. London etc., Acad. Press, 1976. 603 p. — *Raghavan V.*, *Srivastava P. S.* Embryo culture. — In: Experimental Embryology of Vascular Plants. Berlin etc., 1982, p. 195—230. — *Sharma H. C.*, *Gill B. S.* Effect of embryo age and culture media on plant growth and vernalization response in winter wheat. — Euphytica, 1982, vol. 31, N 3, p. 629—634.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 VII 1986.

SUMMARY

The autonomy stage of an embryo differentiation in some angiosperms (lotus, horsebeans, wheat, peony and orchid) has been revealed using complex system approach. The embryo autonomy is considered as a special structural-functional state, which reflects its independence of surrounding tissues and is realized in its ability to complete normal embryogenesis outside maternal organism and to develop into a normal plant. The stage of autonomy is species-specific: it is expressed at various stages of embryogenesis in different angiosperms and is characterized by the combination of morphophysiological features specific for each plant taxon. This stage can be identified by the method of embryoculture in modified Murashige and Skoog medium deprived hormones.

The study of all stages of embryogenesis, and of autonomy stage in particular, is of practical significance for application of embryoculture in selection. This was proved by the production of haploids and by the cultivation of hybrid embryos.

УДК 582.542.1

В. Ф. Семихов, О. А. Новожилова, Л. П. Арефьева,
В. И. Вахромеев

СВОЙСТВА И АМИНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ БЕЛКОВ СЕМЯН В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ ТРИБЫ *BRACHYPODIEAE* (*POACEAE*)

V. F. SEMIKHOV, O. A. NOVOZHILOVA, L. P. AREFYEVA, V. I. VAKHROMEYEV. PROPERTIES AND AMINOACID COMPOSITION OF SEED PROTEINS IN CONNECTION WITH SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF THE TRIBE *BRACHYPODIEAE* (*POACEAE*)

Впервые найдено, что у *Brachypodium sylvaticum* — представителя сем. *Poaceae*, в белковом комплексе семян отсутствуют проламины, считающиеся специфическими белками семян злаков. Совокупность биохимических данных (изучали белковый комплекс, аминокислотный состав семян, белковых фракций, их электрофоретические свойства) и их интерпретация в соответствии с гипотезой направления эволюции белков семян (Семихов, 1982а) позволяют сделать выводы о происхождении трибы. Данные подтверждают представление систематиков о том, что современные *Brachypodieae* — остаток очень древней группы, отделившейся от основного ствола фестукоидных злаков еще до появления в белковом комплексе последних специализированных белков — проламинов.

Триба *Brachypodieae* относится к фестукоидным злакам, состоит из двух родов (*Brachypodium* и *Trachynia*), включающих около 20 видов (Цвелев, 1976). На территории СССР встречаются 2 вида рода *Brachypodium* и 2 вида рода *Trachynia* (Цвелев, 1976; Мусаев, 1979). Представители трибы имеют очень широкий ареал, распространены в субтропических и умеренно теплых странах Евразии и Африки, а также в Центральной Америке (Tateoka, 1968). Систематическое положение и происхождение трибы остаются очень неясными. Одни авторы (Невский, 1933; Pilger, 1954; Prat, 1960; Parodi, 1961; Stebbins, Crampton, 1961) относят *Brachypodium* и *Trachynia* к таким фестукоидным трибам, как *Festuceae*, *Triticeae* или *Bromeae*. Н. П. Авдулов (1931) рассматривал эти роды как обособленную группу, занимающую самостоятельное положение и не имеющую близкого родства к другим трибам. Р. Ю. Рожевиц (1946) считал, что *Brachypodieae* является остатком древней группы, не связанной ни с *Hordeae*, ни с *Festuceae*. Как самостоятельная триба *Brachypodieae* трактуется в работах N. Bor (1960), T. Tateoka (1968), Н. Н. Цвелева (1976). На основании отсутствия серологического сходства между *Brachypodium sylvaticum* и представителями триб *Triticeae*, *Bromeae* и *Festuceae* Ph. Smith (1969) также рассматривает *Brachypodieae* как самостоятельную трибу.

В настоящей работе делается попытка дать характеристику трибы *Brachypodieae* на основе изучения аминокислотного состава семян и отдельных белковых фракций, исследования фракционного состава и электрофоретических свойств белков семян.

Материал и методика

В экспериментах использованы семена 7 видов (21 образец) рода *Brachypodium* (*B. sylvaticum* — 9 образцов, *B. pinnatum* — 2, *B. rupestre* — 2, *B. ramosum* — 1, *B. trachycaulon* — 2, *B. phoenicoides* — 3, *B. mexicanum* — 2), 1 вид рода *Trachynia* — *T. distachya* (7 образцов). Образцы получены из ботанических садов нашей страны от Т. М. Софейковой (Главный ботанический сад АН СССР), С. К. Кожевниковой (Государственный Никитский ботанический сад), Я. П. Балвочюте (Ботанический сад АН ЛитССР, Каунас), Л. Русейкиной (Ботанический сад МССР, Кишинев), В. Г. Танфильева (Ставропольский ботанический сад), Н. С. Пробатовой (Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР). Один образец *B. mexicanum* получен из Мексики от S. D. Koch, другой из Гватемалы от R. W. Pohl. Часть образцов, собранных в основном в естественных ареалах произрастания, получена по делектусу из ботанических садов Европы. Всем коллегам, предоставившим материал для исследований, авторы выражают искреннюю благодарность.

Для исследований семена освобождали от семенных оболочек. Навески тонкосмолотых семян исследовали на аминокислотный состав, белковый комплекс и электрофоретические свойства спирторастворимой и меркаптоэтанольной фракций белка. Был также исследован аминокислотный состав белковых фракций семян *B. sylvaticum* и *Festuca pratensis*.

Фракционный состав белка семян определяли по следующей методике: 1 г тонкосмолотых семян в двух повторениях экстрагировали последовательно 10 %-ной NaCl, 72 %-ным этанолом и 2 % -ным NaOH (*B. rupestre* — 0.2 %-ным NaOH) при отношении навески к растворителю 1 : 10. Экстракцию каждым растворителем проводили 4-кратно. Время каждой экстракции — 20 мин. Альбумины отделяли от глобулинов методом диализа сначала против дистиллированной, а потом против бидистиллированной воды. Азот всех фракций и его содержание в семенах (в 3-кратном повторении) определяли феноловым методом. Для исследования аминокислотного состава 150 мг тонкосмолотых семян помещали в колбы ККНШ-29 емкостью 250 мл, заливали 75 мл 6 н. HCl особой чистоты. Гидролиз проводили в течение 24 ч при 110 °С в токе азота особой чистоты. Для исследования аминокислотного состава спирторастворимой и β-меркаптоэтанольной фракций использовали следующую методику: спиртовой раствор переливали количественно в колбы ККНШ-29 под вакуумом, в атмосфере азота особой чистоты при 45 °С отгоняли жидкость досуха. К остатку в колбе приливали 6 н. HCl в отношении 1 : 1000 и подвергали гидролизу в тех же условиях, что и семена. Для исследования аминокислотного состава альбуминовой и глобулиновой фракций после диализа альбумины отделяли от глобулинов методом 2—3-кратного центрифугирования и последующего фильтрования. Фракции глютелинов перед гидролизом нейтрализовали 6 н. HCl до нейтральной реакции, фракции переносили в колбы ККНШ-29 и доводили концентрированной HCl особой чистоты до концентрации 6 н. Гидролиз неэкстрагируемого остатка проводили по той же методике, что и гидролиз семян.

После гидролиза соляную кислоту отгоняли под вакуумом в атмосфере азота при 45—50 °С, сухой остаток переносили количественно буфером pH 2.2 в центрифужные пробирки и центрифугировали 10 мин при 10 000 g. Надосадочную жидкость переносили в мерные колбы емкостью 50 мл и остаточный воздух эвакуировали азотом. В приготовленных таким образом гидролизатах определяли аминокислотный состав. Все исследования, включая приготовление реактивов, проводили на бидистиллированной воде. Аминокислотный состав исследовали на анализаторах JLC-6AH и Hitachi-835. Электрофоретические свойства проламинов, проламиноподобных белков β-меркаптоэтанольной фракции и спирторастворимых белков непроламиновой природы изучали методом диск-электрофореза в 7.5 и 10 %-ном ПААГ в уксусно-кислом буфере pH 3.2 по методике, принятой во Всесоюзном НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова (Гаврилюк и др., 1973) в некоторой модификации (Конарев и др., 1984).

Результаты

Изучение аминокислотного состава семян дает полезную для систематиков информацию. Ранее мы показали на многочисленных примерах, что аминокислотный состав видов остается стабильным в разных почвенно-географических зонах, а виды внутри рода (если род понимается в узком смысле) по аминокислотному составу мало или практически не различаются (Семихов, Новожилова, 1982). Близкие роды в большинстве случаев по аминокислотному составу также

ТАБЛИЦА 1

Аминокислотный состав семян видов рода *Brachypodium*, *Trachynia distachya* и некоторых фестукоидных злаков (в 1 г на 100 г обнаруженных аминокислот)

Аминокислота	*B. sylvaticum* (Huds.) Beauv.	*B. pinnatum* (L.) Beauv.	*R. rupestre* (Host) Roem. et Schult.	*B. ramosum* (L.) Roem. et Schult.	*B. trachycalon* (Huds.) Beauv.	*B. phoenicoides* (L.) Roem. et Schult.	*B. mexicanum* (Roem. et Schult.) Link	Среднее для рода	*Trachynia distachya* (L.) Link	*Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvel.	*Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub	*Festuca pratensis* Huds.
Лизин	3.6	4.3	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	3.9	2.6	3.6	4.0
Гистидин	2.2	2.2	2.0	2.3	2.3	2.2	2.2	2.2	2.2	2.0	2.6	2.4
Аргинин	7.6	8.1	8.2	7.9	8.0	7.8	7.8	7.9	7.9	4.6	5.0	5.2
Аспарагиновая кислота	7.8	7.6	7.7	8.3	8.1	8.3	7.5	7.9	7.6	4.7	5.3	5.9
Треонин	3.5	3.5	3.5	3.7	3.5	3.3	4.0	3.6	3.6	3.0	3.3	3.3
Серин	5.0	4.7	5.0	5.4	5.1	4.7	5.5	5.1	5.2	4.4	3.9	3.9
Глютаминовая кислота	23.2	21.9	23.0	21.4	21.9	22.4	22.8	22.4	22.6	31.6	27.0	25.6
Пролин	6.6	6.7	6.5	5.8	6.5	7.5	5.3	6.4	7.2	11.2	10.0	9.9
Глицин	4.7	4.7	4.8	4.9	4.8	4.6	4.8	4.8	4.9	3.5	4.4	5.4
Аланин	5.2	5.6	5.6	5.6	5.4	5.4	5.1	5.4	5.3	3.4	4.0	4.0
Цистин	1.9	1.7	1.6	2.2	1.9	1.7	3.0	2.0	1.8	2.0	2.8	1.8
Валин	5.0	5.3	5.3	5.2	5.1	5.3	5.1	5.2	5.0	3.9	4.8	4.4
Метионин	1.7	2.1	1.9	1.6	1.5	1.7	2.2	1.8	1.8	2.1	1.3	1.4
Изолейцин	3.6	3.6	3.6	4.2	4.0	3.7	3.6	3.8	3.8	3.4	4.2	3.6
Лейцин	6.9	6.5	6.6	7.1	7.0	6.5	6.4	6.7	6.6	6.8	6.4	6.4
Тирозин	3.9	3.6	3.6	3.6	3.8	3.3	3.8	3.6	3.4	3.3	3.3	3.5
Фенилаланин	4.8	4.7	4.7	4.7	4.6	4.7	4.4	4.6	4.6	4.5	5.0	7.1
Аммиак	2.8	3.2	2.4	2.1	2.5	2.9	2.5	2.6	2.6	3.0	3.1	2.2

различаются мало, что позволяет обсудить систематическое положение одних родов по отношению к другим на основе этого показателя.

В табл. 1 представлены данные по аминокислотному составу семян 7 видов рода *Brachypodium* и 1 — *Trachynia*. Аминокислотный состав всех проанализированных видов (в том числе *B. mexicanum* и *T. distachya*) практически одинаков. Мы отмечали ранее, что близкие роды имеют иногда практически одинаковый аминокислотный состав, например *Achnatherum* и *Piptatherum* (триба *Stipeae*) (Семихов и др., 1978), *Setaria* и *Cenchrus* (триба *Paniceae*) (Семихов, 1984), *Ceratochloa* и *Bromopsis* (триба *Bromeae*), *Elytrigia* и *Triticum* (триба *Triticeae*) (Новожилова, Семихов, 1981) и т. д. Однако триба *Brachypodieae* по аминокислотному составу семян занимает среди фестукоидных злаков обособленное положение. Отмечаемое агростологами морфологическое сходство с тритикоидными злаками (*Agropyron* — см. Tateoka, 1956; *Elymus*) не распространяется на аминокислотный состав их семян. Аминокислотный состав семян как *Agropyron* (Новожилова, Семихов, 1981), так и *Elymus* (*E. pendulinus*, табл. 1) является типичным, характерным для тритикоидных злаков, резко отличающимся от аминокислотного состава представителей трибы *Brachypodieae*. Впрочем аминокислотный состав семян представителей трибы *Brachypodieae* также резко отличается от такового представителей триб *Bromeae* и *Festuceae* (табл. 1). Tateoka (1968) на основе морфологических и анатомических данных сделал вывод о том, что хотя виды трибы *Brachypodieae* значительно различаются по числу хромосом (2n от 14 до 38), все они близкородственны филогенетически и триба *Brachypodieae* — хорошо обособленная эволюционная группа. Данные по аминокислотному составу подтверждают этот вывод.

ТАБЛИЦА 2

Фракционный состав белков семян некоторых видов трибы *Brachypodieae* (в процентах от белкового азота)

Вид	Альбумины	Глобулины	Спирторастворимые белки	Глютелины	Неэкстрагируемый остаток	Ae
Brachypodium sylvaticum	4.4	17.8	2.8	65.4	9.6	0.66
B. pinnatum	7.0	17.2	3.5	54.7	17.5	0.38
B. rupestre	16.7	13.7	2.4	36.4	30.8	0.49
B. phoenicoides	13.5	13.1	4.1	46.9	22.4	0.44
Trachynia distachya	18.8	9.5	2.6	52.3	16.8	0.45

Белковый комплекс трибы *Brachypodieae* (табл. 2) также имеет свои особенности, отличающие ее от других фестукоидных злаков: исключительно низкое содержание спирторастворимой фракции белка (2.4—4.1 %) при относительно высоком содержании для злаков солерастворимых белков (22.2—30.4 %), что среди остальных триб фестукоидных злаков — *Triticeae* (Соколова, 1975), *Bromeae* (Новожилова, Семихов, 1981), *Aveneae*, *Phalarideae* (Соколова, 1981), *Poeae* (Арефьева, 1984) — не отмечалось.

Для оценки продвинутости таксонов на основе изучения белкового комплекса семян был использован показатель эволюционной продвинутости Ae (Благовещенский, 1972), выражающий отношение соле- и спирторастворимых белков к глютелинам и белкам неэкстрагируемого остатка. Представители трибы *Brachypodieae* имеют относительно низкий уровень продвинутости (Ae 0.38—0.66) по сравнению с другими фестукоидными злаками.

Кроме того, исследование аминокислотного состава белковых фракций семян *B. sylvaticum* (табл. 3) и их электрофоретических свойств (см. рисунок, *а—в*) показало, что спирторастворимая фракция имеет непроламиновую природу. Проламины, спирторастворимые белки семян злаков, выделяются среди других фракций белков рядом особенностей и прежде всего аминокислотным составом и электрофоретическими свойствами.

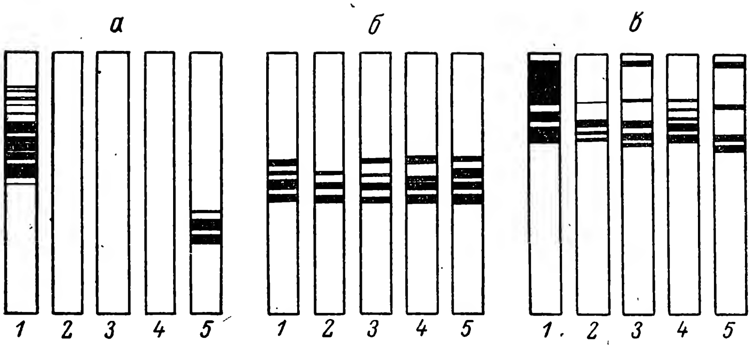
Исследование аминокислотного состава проламиновой фракции белков семян, относящихся ко всем подсемействам злаков (Семихов и др., 1981б), показало,

ТАБЛИЦА 3

Аминокислотный состав белковых фракций семян *Brachypodium sylvaticum* и *Festuca pratensis* (в 1 г на 100 г обнаруженных аминокислот)

Аминокислота	Альбумины		Глобулины		Спирторастворимая фракция		Предпроламины		Глютелины I		Глютелины II		Неэкстрагируемый остаток	
	B	*F*	*B*	*F*	*B*	*F*	*B*	*F*	*B*	*F*	*B*	*F*	*B*	*F*
Лизин	7.2	4.7	3.6	4.1	5.0	2.0	1.4	2.1	2.1	3.1	2.4	2.8	3.5	5.2
Гистидин	2.1	2.0	2.0	2.1	1.7	1.5	2.0	1.9	2.1	2.3	2.1	2.3	2.2	2.3
Аргинин	7.0	6.3	10.7	8.9	7.7	2.5	4.4	2.5	7.1	4.6	7.5	8.1	7.2	6.7
Аспарагиновая кислота	8.6	8.7	6.9	7.9	8.1	2.9	3.4	3.3	7.3	6.4	7.9	8.0	9.3	8.3
Треонин	4.6	4.6	2.6	3.7	4.3	2.2	4.5	2.3	3.7	3.7	4.0	4.2	4.4	4.9
Серин	5.6	6.2	6.6	5.9	6.1	3.0	4.6	3.2	5.8	4.3	6.0	5.2	5.3	5.1
Глютаминовая кислота	20.4	16.8	25.7	19.5	21.8	38.1	31.4	40.1	28.1	27.6	26.9	22.0	17.4	17.0
Пролин	6.3	4.9	4.5	4.3	4.6	13.4	7.9	10.9	6.7	9.3	6.1	6.4	5.1	5.6
Глицин	5.8	7.5	5.5	7.9	5.5	3.0	3.4	4.8	4.6	5.1	4.9	7.0	5.7	6.1
Аланин	6.9	6.0	5.2	5.2	6.4	2.3	5.6	2.3	4.9	4.3	5.3	5.6	7.0	6.7
Цистин	0.4	2.6	0.9	0.4	2.2	1.9	2.5	0.2	0.9	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0
Валин	5.2	5.0	5.5	5.6	5.0	3.1	4.0	2.6	4.7	3.9	4.7	4.7	6.5	6.3
Метионин	1.8	2.0	2.0	0.7	1.9	1.8	3.7	0.8	1.6	2.4	2.0	2.2	2.5	2.2
Изолейцин	2.8	3.7	3.0	4.3	3.0	3.3	4.0	3.7	3.6	3.6	3.3	3.3	3.9	4.2
Лейцин	6.0	6.6	5.2	7.3	7.2	5.7	5.4	6.1	6.6	6.5	6.6	6.8	8.9	8.7
Тирозин	3.1	4.3	2.6	3.9	4.0	2.3	4.7	2.5	3.9	3.7	4.0	3.7	3.8	3.6
Фенилаланин	3.9	4.4	4.3	4.9	3.5	9.1	3.5	8.6	4.9	6.7	5.0	5.5	5.8	6.0
Аммиак	2.3	3.7	3.2	3.4	2.0	2.0	3.6	2.1	1.4	2.4	1.2	2.2	1.5	1.1

Примечание. *B* — *Brachypodium sylvaticum*, *F* — *Festuca pratensis*.



Электрофоретические спектры белков семян представителей трибы *Brachypodieae*.

а — белки проламинового типа. Спирторастворимая фракция (4 ч 30 мин, 7.5 %-ный ПААГ); *б* — белки проламинового типа. Меркаптоэтанольная фракция (4 ч 30 мин, 7.5 %-ный ПААГ); *в* — белки непроламинового типа. Спирторастворимая фракция (2 ч 15 мин, 10 %-ный ПААГ). *1* — *Triticum aestivum*, *2* — *Brachypodium sylvaticum*, *3* — *B. phoenicoides*, *4* — *B. pinnatum*, *5* — *Trachynia distachya*.

что хотя между проламинами видов, относящихся к разным подсемействам, имеются значительные различия, тем не менее во всех без исключения случаях они отличаются по этому признаку от других белковых фракций и от аминокислотного состава целого семени более низким содержанием лизина, аргинина, аспарагиновой кислоты, часто и глицина, более высоким — глютаминовой кислоты и пролина, часто и фенилаланина. Это мы можем констатировать, сравнивая аминокислотный состав спирторастворимой фракции и целого семени *Festuca pratensis* (табл. 1, 3). Аминокислотный состав спирторастворимой фракции *B. sylvaticum* напоминает альбумины и резко по своему профилю отличается от проламинов (высоким содержанием лизина, аргинина, аспарагиновой кислоты, низким — глютаминовой кислоты и пролина). Непроламиновая природа спирторастворимой фракции белков семян *B. sylvaticum* подтверждается и электрофоретическим методом. Для проламинов в целом характерна более низкая электрофоретическая подвижность, чем для других фракций белков, поэтому при электрофорезе в специально подобранных условиях (pH буфера 3.2, время разделения 4.5—5.5 ч при 5 мА на трубку) на электрофореграмме остаются компоненты, принадлежащие проламинам. При электрофоретическом исследовании в этих условиях спирторастворимой фракции белка 9 образцов *B. sylvaticum* из разных почвенно-климатических зон мы вообще не обнаружили компонентов этой фракции на электрофореграммах. В то же самое время исследование в тех же условиях проламиноподобных белков (предпроламинов), имеющих аминокислотный состав, типичный для проламинов, показало присутствие белковых компонентов на электрофореграммах (см. рисунок, *а*, *б*). Таким образом, и аминокислотный состав, и электрофоретические свойства указывают на непроламиновый характер спирторастворимой фракции белка семян. Считается (Благовещенский, 1958), что проламины встречаются только в семенах представителей различных видов семейства злаков и так же хорошо характеризуют семейство, как и морфологические признаки. В нашем случае впервые показано, что не все существующие в настоящее время злаки содержат в белковом комплексе проламины.

До недавнего времени спирторастворимую фракцию белков семян злаков отождествляли с проламинами. Однако исследованиями B. J. Johnson (1969) (цит. по: Конарев и др., 1984), а позже Т. И. Пеневой и Э. Ф. Мигушовой (1973) и других ученых было показано, что некоторая относительно маленькая часть белков спирторастворимой фракции тритикоидных злаков имеет непроламиновую природу. Позже А. В. Конарев с соавторами (1984) показали наличие непроламиновых белков в спиртовой фракции у представителей всех подсемейств злаков.

Именно эти белки непроламиновой природы и составляют спирторастворимую фракцию *B. sylvaticum*, что и подтверждается электрофорезом в 10 %-ном ПААГ (см. рисунок, *в*). Однако не все брахиподные злаки не имеют в белковом комплексе семян проламинов. Судя по электрофоретическим данным, в очень маленьком количестве, составляющем меньшую часть спирторастворимой фракции, проламины имеются у *T. distachya* (см. рисунок, *а*, *в*).

Обсуждение и выводы

Относительно положения родов *Brachypodium* и *Trachynia* Авдулов (1931) писал, что они образуют маленькую обособленную группу, занимающую совершенно самостоятельное положение и не имеющую отношения ни к одному из родов, соприкасающихся с ними морфологически. По его мнению, о древности рода *Brachypodium* свидетельствуют многоцветковые колоски и простые крахмальные зерна. Авдулов причислял род *Brachypodium* к группе родов древних и близких к истокам семейства. Рожевиц (1946) также рассматривал роды трибы *Brachypodieae* как остатки какой-то древней группы, которая, по его мнению, не связана ни с *Hordeae*, ни с *Festuceae*. Это согласуется и со взглядами Tateoka (1968) на трибу *Brachypodieae*. Обсуждая положение родов *Brachypodium* и *Trachynia* в системе злаков, Tateoka (1968) отмечал, что, во-первых, эти роды составляют хорошо отграниченную трибу, во-вторых, по его мнению, происхождение *Brachypodium* относится к раннему третичному периоду или даже к мелу. Ph. Smith (1969) считает, что *Brachypodium* отделился от основного ствола *Festuceae — Triticeae* на гораздо более ранней стадии эволюции фестукоидных злаков. Наши данные поддерживают и уточняют высказанные положения. На основе обобщения литературных данных и собственных экспериментов выдвинута гипотеза о направлении эволюции белков семян в процессе эволюции семенных растений (Семихов, 1982а), которую можно представить в виде схемы

Белок неэкстрагируемого остатка ⟶ Глютелины I ⟶

⟶ Глютелины II ⟶ Предпроламины ⟶ Проламины
⟶ Альбумины
⟶ Глобулины

По этой схеме филогенетически самыми древними и общими запасными белками семени являются белки неэкстрагируемого остатка. И действительно, рассматривая аминокислотный состав этой белковой фракции семян *Brachypodium sylvaticum*, *Festuca pratensis* (см. табл. 3), *Bromopsis riparia* (Новожилова, Семихов, 1985), мы отмечаем их очень большое сходство. В процессе филогенеза фестукоидных злаков в их семенах накапливаются изменения в аминокислотном составе и в белковом комплексе накапливаются или возникают глютелины, предпроламины, проламины. Визуально наблюдаемые расхождения в аминокислотном составе фракций (см. табл. 3) можно представить в математически обработанном виде, сравнивая каждую фракцию *B. sylvaticum* с соответствующей фракцией белка семян *F. pratensis*. Подходящим методом математической обработки для такого рода сравнений является показатель дивергенции, выражающийся в относительных единицах (Black, Harkins, 1977). Расчеты показывают, что показатель дивергенции для белка неэкстрагируемого остатка *B. sylvaticum* и *F. pratensis* составляет величину 2.33, для глютелинов II — 5.50, глютелинов I — 4.81 и для предпроламинов — 12.47, т. е. филогенетически более молодая фракция, предпроламины, разошлась по соотношению аминокислот в 5 раз больше, чем белки неэкстрагируемого остатка. На тот факт, что именно проламины наиболее резко разошлись по аминокислотному составу в различных систематических группах, обратил внимание еще Taira (1968). По развиваемым представлениям (Семихов, 1982б), специфичные белки злаков, проламины, появились в белковом комплексе семян в процессе эволюции самого семейства. Об этом свидетельствует тот факт, что в более чем 20 родах из исследованных 100, относящихся к разным подсемействам, в белковом комплексе семян проламины находятся на предельно низком уровне (спирторастворимая фракция составляет 1—5 % от всех белков).

Из этих данных (сходства в аминокислотном составе филогенетически древней фракции белка неэкстрагируемого остатка и отсутствия в белковом комплексе проламинов) следует: брахиподиоидные злаки имеют общее происхождение с другими фестукоидными, что находит отражение в попытках включить их в состав тех или других триб, сохранивших примитивные морфологические черты, но отделились брахиподиоидные от основного ствола фестукоидных на той стадии эволюции семейства, когда белковый комплекс предков современных фестукоидных злаков еще не содержал проламинов. Дивергенция остальных фестукоидных, видимо, произошла значительно позже, поскольку среди современных представителей триб *Triticeae*, *Bromeae*, *Aveneae*, *Phalarideae*, *Phleae*, *Scolochloeae*, *Poeae*, *Seslerieae* не обнаружены виды с отсутствием проламинов, более того, проламиновая фракция хорошо выражена и составляет 10—60 % от белкового комплекса. Такая интерпретация биохимических данных совпадает с оценкой Цвелева (1968) положения трибы *Brachypodieae*; он писал, что из трех сравниваемых триб (*Brachypodieae*, *Bromeae* и *Triticeae*) брахиподиоидные являются наиболее примитивными, о чем свидетельствуют очень разорванный ареал, неопределенное и часто очень значительное число цветков в колосках и жилок на нижних цветковых чешуях, наличие мелких хромосом. Почему *Brachypodieae* не пошли по пути остальных фестукоидных — формирования в белковом комплексе высокоспециализированных адаптивных белков — остается неясным. Однако именно это обстоятельство, может быть, вызывает интерес к брахиподиоидным злакам. Несмотря на отсутствие в семенах адаптивных белков проламинов, играющих у злаков важную роль на первых этапах развития, брахиподиоидные злаки успешно конкурируют с обладателями проламинов. Возможно, что в процессе эволюции брахиподиоидные злаки развили другие адаптивные механизмы, компенсирующие отсутствие проламинов. Попытка введения в культуру злаков (сортов ячменя, кукурузы, сорго) с подавленным синтезом проламинов ограничивается из-за заметного снижения урожайности у мутантов. Изучение процесса прорастания у мутантов по сравнению с брахиподиоидными злаками, вероятно, может привести к интересным выводам.

Таким образом, исследования белкового комплекса и аминокислотного состава семян и белковых фракций, их электрофоретические свойства подтверждают представления систематиков о том, что ныне существующие *Brachypodieae* — это остаток очень древней группы, отделившейся от основного ствола фестукоидных злаков, еще до появления в белковом комплексе последних специализированных белков — проламинов.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. Карио-систематическое исследование семейства злаков. — Тр. по прикл. бот. ген. и сел., прилож. 44, 1931. 428 с. — *Арефьева Л. П.* Изучение белков семян в связи с систематикой и филогенией трибы *Poeae*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1984. 24 с. — *Благовещенский А. В.* Биохимия обмена азотсодержащих веществ у растений. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 346 с. — *Благовещенский А. В.* Закономерности биохимической эволюции растений. — В кн.: Проблемы доместикации животных и растений. М.: Наука, 1972, с. 17—22. — *Гаврилюк И. П., Губарева Н. К., Конарев В. Г.* Выделение, фракционирование и идентификация белков, используемых в геномном анализе культурных растений. — Тр. по прикл. бот. ген. и сел., 1973, т. 52, № 1, с. 249—281. — *Конарев А. В., Семихов В. Ф., Примак С. П., Арефьева Л. П.* О составе спирторастворимой фракции белков семян злаков. — Сельскохоз. биология, 1984, № 7, с. 13—17. — *Мусаев С. Г.* *Trachynia pentastachya* (Ten) Tzvel. — новый вид для флоры СССР. — ДАН АзССР, 1979, т. 35, № 6. — *Невский С. А.* Агростологические этюды. IV. О системе трибы *Hordeae*. — Тр. Бот. ин-та, сер. 1, Флора и систематика, 1933, вып. 1, с. 9—32. — *Новожилова О. А., Семихов В. Ф.* Биохимическая эволюция и систематика триб подсемейства *Festucoideae* (*Poaceae*). — В кн.: Биохимические аспекты филогении высших растений. М.: Наука, 1981, с. 68—93. — *Новожилова О. А., Семихов В. Ф.* Аминокислотный состав белковых фракций *Secale cereale* L. и *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub. — Прикл. биохим. и микробиол., 1985, № 5, с. 671—676. — *Пенева Т. И., Мигушева Э. Ф.* Структура генома S (B) эгилопсов группы *Sitopsis* по данным электрофореза и иммунохимического анализа глиадинов. — Тр. по прикл. бот. ген. и сел., 1973, т. 52, № 1, с. 178—192. — *Рожевиц Р. Ю.* Систематика злаков в связи с их эволюцией. — В кн.: Научные работы БИНа. 1941—1943. Л.: Лениздат, 1946, с. 25—40. — *Семихов В. Ф.* Роль проламинов в эволюции злаков. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1766—1771. — *Семихов В. Ф.* О направлении эволюции белков семян. — В кн.: Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений. М.: Изд-во ГБС АН СССР, 1982а, с. 26—31. — *Семихов В. Ф.* Генезис проламинов и причины их появления в процессе эволюции белкового комплекса семян злаков. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1982б, № 5, с. 738—747. — *Семихов В. Ф.* Исследование аминокислотного и фракционного состава белка семян трибы *Paniceae* R. Br. в связи с систематикой и филогенией. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1984, т. 89, вып. 2, с. 105—114. — *Семихов В. Ф., Калистратова О. А., Арефьева Л. П.* О биохимической эволюции трибы *Stipeae* (*Poaceae*). — Бот. журн., 1978, т. 63, № 6, с. 812—826. — *Семихов В. Ф., Калистратова О. А., Арефьева Л. П.* Вариабельность белковых фракций семян и показателей биохимической эволюции (Ae, Ap, Is). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1981а, т. 86, вып. 2, с. 100—110. — *Семихов В. Ф., Новожилова О. А.* Таксономическая ценность аминокислотного состава семян. —

Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1207—1215. — *Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П.* Исследование аминокислотного состава проламинов в связи с систематикой и эволюцией злаков. — В кн.: Биохимические аспекты филогении высших растений. М.: Наука, 1981б, с. 102—121. — *Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П.* Вариабельность аминокислотного состава семян и проламиновой фракции белка в связи с их использованием в систематике растений. — Бюл. МОИП, 1982, отд. биол., т. 87, вып. 1, с. 68—78. — *Соколова С. М.* Белковые комплексы некоторых родов трибы ячменных. — В кн.: Биохимические аспекты интродукции, отдаленной гибридизации и филогении растений. М.: Изд-во ГБС АН СССР, 1975, с. 53—67. — *Соколова С. М.* Биохимическая эволюция трибы *Aveneae* Dum. и трибы *Phalarideae* Bench. семейства *Poaceae*. — В кн.: Биохимические аспекты филогении высших растений. М.: Наука, 1981, с. 58—67. — *Цвелев Н. Н.* Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 3, с. 301—312. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Black J. A., Harkins R. N.* Amino acid compositions and evolutionary relationships with protein families. — J. Theor. Biol., 1977, vol. 66, N 2, p. 281—295. — *Bor N. L.* The grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan. Oxford : Pergamon Press, 1960. — *Parodi L. R.* La taxonomia de las *Gramineae* Argentinas a la lur de las investigaciones Mas Recientes. — In: Recent Advances of Botany. Toronto: Univ. Toronto Press, 1961, vol. 1, p. 125—130. — *Pilger R.* Das System der *Gramineae* unter Ausschlus der *Bambusoideae*. — Bot. Jahrb., 1954, Bd 76, Hf 3, S. 281—384. — *Prat H.* Versune Classification Naturelle des Graminees. — Bul. Soc. Bot. Tr., 1960, vol. 107, N 1—2, p. 22—79. — *Smith Ph.* Serological relationships and taxonomy in certain tribes of the *Gramineae*. — An. Bot., 1969, vol. 33, N 132, p. 591—613. — *Stebbins G. L., Crampton B.* Asuggested revision of the grass genera of temperate North America. — In: Recent Advances of Botany. Toronto: Univ. Toronto, Press, 1961, vol. 1, p. 133—145. — *Taira H.* Amino acid pattern of grass seed and systematics. — Proc. Jap. Soc. Plant Taxon, 1968, vol. 2, N 2, p. 14—17. — *Tateoka T.* On morphological convergence between *Brachypodium sylvaticum* and *Agropyron yezoense*. — Cytologia, 1956, vol. 21, N 2, p. 146—152. — *Tateoka T.* Phytogeographical notes on the genus *Brachypodium* P. Beauv. (*Gramineae*). — Bol. Soc. Argentina de Botanica, 1968, vol. 12, p. 45—56.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 30 XII 1985.

SUMMARY

It was established for the first time that the *Brachypodium sylvaticum* seed proteins do not contain prolamine fraction. The investigation of the seed protein complex, aminoacid composition, protein fractions and their electrophoretic properties has been carried out. The interpretation of the data obtained in the accordance with the hypothesis of seed protein evolution allowed to make some conclusions about the origin of this tribe. The new information confirms the idea of specialists in systematics who claim that the extant *Brachypodieae* are the traces of the very ancient group separated from the main stem of festucoid grasses before the appearance in protein complex of the latter of specialized prolamine proteins.

УДК 581.43 : 582.982

И. Г. Дубровский

ЛАТЕНТНАЯ ЗАРОДЫШЕВАЯ КОРНЕВАЯ СИСТЕМА ОГУРЦА

J. G. DUBROVSKY. LATENT EMBRYO ROOT SYSTEM OF THE CUCUMBER

Показано, что в зародыше сухого семени огурца имеются сформированные зачатки боковых корней в числе от 12 до 20. В эмбриогенезе их закладка происходит в семядольной и межсемядольной плоскостях напротив протоксилемы. Закладка зародышевых зачатков боковых корней осуществляется в акропетальной последовательности. Зачатки в зародыше располагаются преимущественно дискретными группами. В растущем корне зачатки группируются чаще всего по 4. Предполагается, что и в зародыше при закладке зачатков боковых корней, и в растущем корне осуществляется детерминация места закладки новых зачатков. Предложен термин «латентная зародышевая корневая система», определяющий совокупность зародышевых зачатков главного, боковых и (или) придаточных корней в зародыше покрытосеменных растений. Благодаря существованию латентной зародышевой корневой системы осуществляется высокая скорость развития корневой системы проростка огурца. Первые боковые корни при 27 °C появляются уже через 42 ч после намачивания семян, т. е. через 18 ч после начала клеточных делений в зародыше.

Исследование развития корневой системы является составной частью изучения морфогенеза растений. В зародыше некоторых однодольных и двудольных растений, помимо зародышевого корешка, закладываются зачатки придаточных (Ван-Тигем, 1901; Smith, Walworth, 1926; Avery, 1930; Кондратьева-Мельвиль, 1979; Эсау, 1980) и боковых (O'Dell, Foard, 1969; Камилова, 1974; Clowes, 1982) корней. Совокупность зачатков разных типов корней, имеющихся в зародыше семени покрытосеменных, изучена недостаточно.

Многие растения из сем. *Cucurbitaceae* при прорастании формируют корневую систему очень быстро (Whiting, 1938; Гуляев 1964; Lott, 1970). Это может быть обусловлено, в частности, тем, что в их главном корне зачатки боковых корней закладываются еще в эмбриогенезе.

На наличие в зародыше тыквенных зачатков боковых корней указывают два автора. Ф. Г. Камилова (1974 : 92, 196) отмечает, что в зародыше тыквы, дыни и огурца имеются «бугорки боковых корней». Необходимо отметить, что Камилова проводила свои наблюдения через 24 ч после намачивания семян (с. 89), когда уже могли начаться клеточные деления, и, кроме этого, она не дает ни описания, ни рисунков зачатков боковых корней. F. Clowes (1982 : 742) упоминает, что в зародыше тыквы имеются сформированные зачатки боковых корней (последние не являлись предметом его исследования).

Наши наблюдения показали, что в зародыше сухого семени огурца уже сформированы зачатки боковых корней, которые и составили предмет настоящего исследования.

Были поставлены следующие задачи: 1) дать описание расположения в семени огурца зачатков зародышевых боковых корней; 2) сравнить степень развития зачатков, располагающихся в разных участках зародышевого корня; 3) выяснить, существует ли пространственная закономерность закладки новых зачатков боковых корней в эмбриогенезе и при прорастании; 4) установить, как связаны между собой строение корневой системы проростка и расположение зачатков боковых корней в зародыше семени огурца.

Материал и методика

Семена огурца сорта Муромский проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой при 27 °C. Материал через 1, 6, 12, 18, 24, 30, 36 и 42 ч после намачивания, а также сухие семена фиксировали в фиксаторе Чемберлена. У семян до 18 ч после намачивания снимали препаровальной иглой семенную кожуру и фиксировали целый зародыш, в последующие сроки фиксировали только корень.

Материал заключали в парафин по общепринятой методике и резали на микротоме MSE (толщина срезов 4 и 7 мкм). Часть материала заключали в эпон-аралдит по методике В. Н. Филиппенко (1976а) и резали на микротоме MSE с использованием приспособления для резки стеклянными ножами (Филиппенко, 1976б) — толщина срезов 7 мкм.

После удаления парафина срезы окрашивали различными способами: 1) активным ярко-голубым КХ, а затем активным ярко-красным 5СХ по методике В. Б. Иванова и Т. К. Литинской (1967); 2) активным ярко-красным 5СХ в 1 %-ном растворе соды; 3) алциановым синим 8GX (30 мин), а затем по способу «1»; 4) по способу «1», а затем алциановым синим 8GX (30 мин); использовали 0.1 %-ный раствор красителя в 1 %-ном растворе уксусной кислоты; 5) с помощью ШИК-реакции с последующим окрашиванием кристаллическим фиолетовым (Дженсен, 1965). После окрашивания срезы проводили по серии спиртов до ксилола и заключали в бальзам.

Срезы материала, заключенного в эпон-аралдит, закрепляли на предметном стекле нагреванием над пламенем горелки, окрашивали в растворе толуидинового синего (0.1 %-ный раствор, приготовленный на 1 %-ном растворе соды) в течение 5—10 мин, отмывали и просматривали под микроскопом с использованием глицериновой иммерсии.

В каждом варианте изучали от 6 до 22 корней. Для оценки степени упорядоченности расположения боковых корней на главном корне у 26 произвольно выбранных проростков через 5 сут после намачивания отрезали бритвой главные корни на уровне пятки и проводили измерения. С помощью обычной линейки учитывали, на каком расстоянии от основания корня располагается каждый из возникших ко времени наблюдения боковых корней.

Результаты и их обсуждение

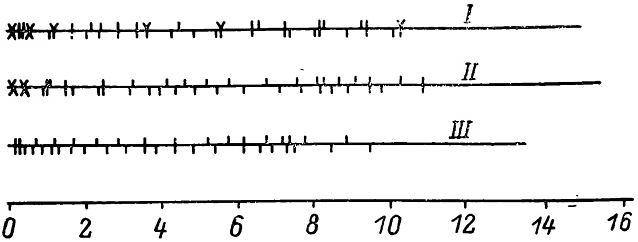
Зародышевый корень в семени огурца хорошо развит, его длина составляет 917±40 мкм. В зародышевом корне отчетливо выявляются прокамбий, кора, корневой чехлик и зачатки боковых корней. Последние закладываются в семядольной и межсемядольной плоскостях (см. таблицу, *1*, *2*). На срезе зародышевого корня, сделанном в любой из этих плоскостей, зачатки располагаются по обеим сторонам от прокамбия. Корень огурца в большинстве случаев тетрархный, зачатки находятся напротив протоксилемы, поэтому в целом зародышевом корне имеются 4 ряда зачатков боковых корней. В каждом ряду — 3—5 многоклеточных зачатков, т. е. в целом зародышевом корне семени имеются 12—20 зачатков.

Зачатки боковых корней построены из клеток прокамбиального и корового происхождения. До начала клеточных делений (до 18 ч от намачивания семян) каждые 6 ч происходят активизация нового ряда клеток коры материнского корня, прилегающих к зачатку бокового корня, и их вовлечение в формирование зачатка. Число прокамбиальных клеток в ходе намачивания не изменяется, а число коровых клеток зачатка постепенно увеличивается в период от 0 до 18 ч после намачивания семян.

Базальные зачатки наиболее развиты; по направлению к апексу корня число клеток и размеры зачатков постепенно уменьшаются. Ближайшие к апексу зачатки боковых корней в зародышевом корне состоят всего лишь из нескольких вытянутых в радиальном направлении клеток перицикла, причем некоторые из них прошли периклинальные деления в эмбриогенезе (см. таблицу, *2*).

Перицикл напротив протоксилемы в корне огурца двухслойный и лишь в самой апикальной части однослойный; увеличение слоев перицикла наблюдается на том уровне корня, где располагается самый дистальный зачаток.

При прорастании деления клеток начинаются одновременно в меристеме главного корня и в зачатках боковых корней через 18 ч после намачивания. В большинстве случаев зачатки боковых корней в зародышевом корне распола-



Примеры корней I—III типов в изученном материале.
По оси абсцисс — длина корня, см.

гаются ярусами, так что на одном уровне встречаются зачатки, относящиеся к 3—4 продольным рядам, что видно на поперечных срезах корня (см. таблицу, *3*). Интересно, что в процессе роста корня зачатки боковых корней обоих рядов сохраняют это расположение относительно друг друга, несмотря на растяжение окружающих их клеток (см. таблицу, *4*).

Первые боковые корни (базальные) выходят из тканей материнского корня через 42 ч после намачивания семян или через 24 ч после начала деления клеток в прорастающем зародыше. Характерным является то, что ярусность свойственна не только боковым корням, возникшим из зародышевых зачатков, но и боковым корням 2-го порядка, возникающим на зародышевых боковых корнях (см. таблицу, *4*).

Для того чтобы количественно оценить явление сгруппированности боковых корней, отмечали места расположения всех боковых корней на главном корне, после чего по расстоянию между ними выявляли имеющиеся группировки. Все главные корни по степени упорядоченности боковых корней (процент боковых корней, располагающихся на главном корне группами) разделили на 3 типа: I — $\geqslant$85 % — регулярное расположение боковых корней; II — 15—85 % — смешанный тип расположения боковых корней; III — $\leqslant$ 15 % — нерегулярный тип расположения боковых корней. Измерения показали, что из всех просмотренных корней к типу I относится 73.1, к II — 23.1, к III — 3.8 % (см. рисунок).

Прежде, чем перейти к обсуждению полученных результатов, необходимо кратко остановиться на имеющихся терминологических трудностях.

Корни, развивающиеся из заложенных в семени зачатков, называются зародышевыми корнями, и они являются составной частью корневой системы целого растения. Термин «зародышевый корень» используется как в отечественной, так и в зарубежной литературе (см., например, Воронин, 1964; Sutton, Tinus, 1983). Некоторые советские авторы называют совокупность этих корней «зародышевой (первичной) корневой системой» (Смирнов, 1938; Станков, 1964; Марченко, 1968; Пацека, Юрьев, 1969), однако в связи с возникновением на зародышевых корнях большого числа новых зачатков боковых корней этот термин оказывается достаточно условным и может быть применен только тогда, когда на зародышевых корнях не возникли корни новых порядков.

В иностранной литературе термин «зародышевая корневая система» не используется (см.: Sutton, Tinus, 1983). Вероятно, целесообразнее пользоваться термином «латентная зародышевая корневая система» и понимать под ним совокупность всех имеющихся в зародыше семени зачатков корней (главных, боковых и придаточных), развивающихся в ходе прорастания семени и дающих начало корневой системе целого растения. Слово «латентная» указывает на существование системы зачатков боковых корней, а не на систему зародышевых корней.

Латентная зародышевая корневая система имеет определяющее значение как для становления проростка, так и для последующего развития растения. Так, например, для культурных злаков показано, что зародышевые корни не отмирают до конца жизни растений (Кожухов, 1929; Станков, 1964; Марченко, 1968; Kozinka, 1978).

Если у большинства описанных видов в семени латентная зародышевая корневая система сложена системой зачатков главного и придаточных корней, то у огурца она состоит из зачатков главного и боковых корней.

Детерминированы ли число и место возникновения примордиев в латентной зародышевой корневой системе? Известно, что число закладывающихся в эмбриогенезе придаточных корней может варьировать. У культивируемых растений оно варьирует как у разных сортов одного вида, так и в пределах одного сорта (Mandelsdorf, Goodsell, 1929; Савченко, 1970; Павлова и др., 1973). Это свидетельствует об отсутствии строгой детерминации числа закладывающихся в семени придаточных корней. Во взрослом растении число придаточных корней также не детерминировано и определяется условиями произрастания растения (Воронин, 1964).

Особенностью латентной зародышевой корневой системы огурца является эмбриональная детерминация числа и пространственная регулярность распределения зачатков боковых корней. В эмбриогенезе зародышевые зачатки боковых корней закладываются вокруг прокамбия группами по 4 (иногда по 3), и эти группировки сохраняются при прорастании, не нарушаясь ни с началом растяжения и деления клеток, ни после выхода боковых корней на поверхность материнского корня (см. таблицу, *4*). Таким образом, в отличие от числа зачатков придаточных корней число зачатков боковых корней в семени детерминировано и кратно числу протоксилемных рядов. Это позволяет говорить также о пространственной регулярности закладки зачатков боковых корней в эмбриогенезе, так как одна группа всегда отстоит от другой на некотором расстоянии, а между зародышевыми боковыми корнями в одной группе (4 корня 1-го порядка) оно всегда меньше, чем между зародышевыми боковыми корнями соседних групп. Подобную картину распределения боковых корней группами наблюдали у тыквы и других видов Т. Mallory с соавторами (1970). Необходимо отметить, что эта закономерность в распределении боковых корней сохраняется и на том участке корня, где зачатки боковых корней заложились уже в ходе прорастания.

Ряд авторов отмечали неслучайность закладки зачатков боковых корней в перицикле корня у разных видов (Riopel, 1969; Mallory е. а., 1970; McCully, 1975; Charlton, 1983), однако важно, что данная закономерность в закладке боковых корней может проявляться уже в эмбриогенезе. На этот факт ранее не обращали внимания.

Так как в корне огурца через 5 сут после намачивания семян на участке, где располагаются боковые корни, растяжение клеток уже закончилось, можно предположить, что между боковыми корнями соседних групп, а точнее между боковыми корнями одного протоксилемного ряда (одной ризостихи) находится определенное число клеток в ряду той или иной ткани. Это может быть одним из объяснений дискретности распределения боковых корней.

Уменьшение числа клеток в зачатках боковых корней, расположенных напротив одного протоксилемного ряда, указывает на то, что в эмбриогенезе их развитие происходит в акропетальной последовательности, а волна клеточных делений, по-видимому, распространяется вдоль зародыша от центра к периферии, следствием чего и является более продвинутое развитие базальных зачатков боковых корней.

Иная структура латентной зародышевой корневой системы описана для гречихи: и в апикальном, и в базальном участках зародышевого корня зачатки боковых корней состоят из двух слоев клеток перицикла, вытянутых в радиальном направлении (вне зачатка перицикл однослойный) (O'Dell, Foard, 1969). Одновременное существование различных стадий развития зачатков в зародыше семени огурца (несколько сотен-десятков-единиц клеток, составляющих зачатки) имеет значение для обеспечения высокой скорости становления корневой системы растения.

Одновременное начало клеточных делений во всех меристемах зародышевого корня — важный фактор сохранения акропетальности их развития. Можно предположить, что самые дистальные зачатки в зародыше с началом деления становятся своеобразными «точками отсчета» и в зависимости от их положения осуществляется детерминация места и, возможно, времени возникновения новых зачатков в растущем корне. Эта детерминация, вероятно, является определяющей для закладки новых примордиев и, следовательно, для формирования корневой системы в целом.

Факт ранней детерминации органогенеза в жизненном цикле растений является важным как для понимания морфогенеза в целом, так и для изучения эволюционных путей развития растений.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы:

1. В зародышевом корне сухого семени огурца сорта Муромский имеются зачатки боковых корней.
2. Степень развития зачатков, располагающихся в разных участках зародышевого корня, различна: наиболее развиты базальные зачатки боковых корней, по направлению к апексу число клеток, составляющих зачатки, уменьшается, что позволяет говорить об акропетальном ходе закладки зачатков в эмбриогенезе.
3. В зародышевом корне в большинстве случаев зачатки заложены дискретными группами, т. е. в эмбриогенезе, вероятно, осуществляется пространственная детерминация закладки зачатков.
4. Вновь формирующиеся при прорастании зачатки располагаются также дискретными группами; тип расположения боковых корней в корневой системе проростка такой же, как тип расположения их зачатков в семени.
5. Предложен термин «латентная зародышевая корневая система», под которым понимается совокупность зародышевых зачатков главного, боковых и (или) придаточных корней в зародыше покрытосеменных растений. Благодаря существованию латентной зародышевой корневой системы осуществляется высокая скорость развития корневой системы проростка огурца.

Автор благодарит В. Б. Иванова за помощь и внимание к настоящей работе.

ЛИТЕРАТУРА

Ван-Тигем П. Общая ботаника. М., 1901. 703 с. — *Воронин Н. С.* Эволюция первичных структур в корнях растений. — Учен. зап. Калужск. пед. ин-та, 1964, вып. 13, с. 3—179. — *Гуляев В. А.* Заложение и формирование боковых корешков у некоторых растений семейства тыквенных. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 10, с. 1482—1485. — *Дженсен У.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с. — *Иванов В. Б., Литинская Т. К.* Одновременная окраска белков и углеводов процооновыми красителями. — Цитология, 1967, т. 9, № 9, с. 1163—1165. — *Камилова Ф. Г.* О путях эволюции морфологических и анатомических признаков в семействе тыквенных. Ташкент: Фан, 1974. 220 с. — *Кожухов И. В.* Число боковых зародышевых корешков у кукурузы. — Тр. по прикл. бот. ген. и сел., 1929, т. 24, № 2, с. 255—271. — *Кондратьева-Мельвиль Е. А.* Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения. — Тр. Лен. об-ва естествоисп., 1979, т. 74, вып. 3, с. 3—116. — *Марченко Л. А.* Методы исследования зародышевой корневой системы кукурузы. — Вестн. с.-х. науки, 1968, т. 10, с. 65—70. — *Павлова С. С., Чернов В. К., Кравченко Г. Ф.* Особенности формирования зародышевых корней у различных сортов яровой пшеницы. — В кн.: Некоторые вопросы биологии и физиологии растений: Сб. науч. тр. Саратов. с.-х. ин-та. Саратов, 1973, с. 52—56. — *Пацека Д. И., Юрьев В. Я.* Заложение и структура первичной корневой системы у кукурузы. — Сб. науч. тр. НИИ с. х., 1969, т. 6, вып. 1 и 2, с. 148—154. — *Савченко М. П.* О количестве зародышевых корней у яровой пшеницы. — В кн.: Науч. тр. Омск. с.-х. ин-та им. С. М. Кирова, 1970, т. 48, с. 80—84. — *Смирнов Б. М.* Заложение узла кущения у пшеницы, ячменя и овса. — Социалистическое зерновое хозяйство, 1938, № 6, с. 142—155. — *Станков Н. З.* Корневая система полевых культур. М.: Колос, 1964. 280 с. — *Филиппенко В. Н.* Использование эпоксидных смол в световой микроскопии для заливки вакуолизированных растительных тканей. — Бот. журн., 1976а, т. 61, № 7, с. 926—929. — *Филиппенко В. Н.* Приспособление салазочного микротома для резки материала, заключенного в эпоксидные смолы. — Цитология, 1976б, т. 18, № 11, с. 1411—1412. — *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1980. 558 с. — *Avery G. S.* Jr. Comparative anatomy and morphology of embryos and seedlings of maize, oats and wheat. — Bot. Gaz., 1930, vol. 89, N 1, p. 1—39. — *Charlton W. A.* Patterns of distribution of lateral root primordia. — An. Bot., 1983, vol. 51, N 4, p. 417—427. — *Clowes F. A. L.* Changes in cell population kinetiks in an open meristem during root growth. — New Phytol., 1982, vol. 91, N 4, p. 741—748. — *Kozinka V.* Seminal adventitious roots — a permanent integral part of the root system of the maize (*Zea mays* L.). — Biologia (Bratislava), 1978, vol. 33, N 1, p. 51—56. — *Lott J. N. A.* Changes in the cotyledons of *Cucurbita maxima* during germination. 1. General characteristic. — Can. J. Bot., 1970, vol. 48, N 12, p. 2227—2231. — *Mallory T. E., Chiang S.-H., Cutter E. G., Gifford E. M. R.* Sequence and pattern of lateral root formation in five selected species. — Am. J. Bot., 1970, vol. 57, N 7, p. 800—809. — *Mandelsdorf P. C., Goodsell S. F.* The relation of seminal roots in corn to yield and various seed, ear plant characters. — J. Am. Soc. Agron., 1929, vol. 21, N 1, p. 52—68. — *McCully M. E.* The development of lateral roots. — In: The development and function of roots / Eds. J. G. Torrey, D. T. Clarcson. London: Acad. Press, 1975, p. 105—

124. — *O'Dell D. H.*, *Foard D. E.* Presence of lateral root primordia in the radical of buckwheat embryos. — Bul. Torrey Bot. Club, 1969, vol. 96, N 1, p. 1—3. — *Riopel J. L.* Regulation of lateral root positions. — Bot. Gaz., 1969, vol. 130, N 2, p. 80—83. — *Smith L. H.*, *Walworth E. H.* Seminal root development in corn in relation to vigor of early growth and yield of crop. — J. Am. Soc. Agron., 1926, vol. 18, N 10, p. 1113—1120. — *Sutton R. F.*, *Tinus R. W.* Root and root system terminology. Washington: Soc. of Am. Forests, Monograph 24, 1983. 137 p. — *Whiting A.* Development and anatomy of structures in the seedling of *Cucurbita maxima.* — Bot. Gaz., 1938, vol. 99, N 3, p. 497—528.

Институт общей и неорганической химии
АН СССР,
Москва.

Получено 9 VII 1985.

SUMMARY

The structure of the cucumber radicle has been examined. There are 12—20 multicellular lateral root primordia in a seed. They are initiated during embryogeny in regular acropetal sequence in cotyledonary and intercotyledonary planes right opposite protoxylem, basal primordia being the most developed. The primordia are located in separate groups along the radicle. It is supposed that the determination of the point of their initiation in the radicle takes place during both embryogenesis and germination. The pattern of the lateral root arrangement in the root system of cucumber is determined by the arrangement of lateral root primordia in the radicle of an embryo.

The new term 'latent embryo root system' is proposed, which refers to the combination of main, lateral and/or adventitious root primordia in angiosperm embryos. The high rate of the seedling root system development is realized due to the existence of the latent embryo root system.

УДК 581.543 : 581.55 (517.3)

И. В. Борисова, Т. А. Попова, З. Г. Буевич

ФЕНОЛОГИЯ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ МОНГОЛИИ

I. V. BORISOVA, T. A. POPOVA, Z. G. BUYEVICH.
PHENOLOGY OF MONGOLIAN STEPPE ASSOCIATIONS

Проведены сравнение луговых, разнотравных,[1] сухих и пустынных степей Монголии по разным показателям вегетативного и генеративного фенологических циклов и сопоставление полученных результатов с аналогичными литературными данными по степям европейской части СССР и Казахстана. Выявлены некоторые особенности фенологии степей в целом, а также ее провинциальные и подзональные отличия.

Характерной чертой степных сообществ является их удивительная изменчивость по сезонам года (Мордкович, 1982). Большой интерес в связи с этим представляет изучение фенологии отдельных растений и особенно сообществ в целом, поскольку фенологическое развитие — это внешнее проявление их жизнедеятельности в течение года.

Фенология степных сообществ МНР изучена слабо. Отдельные сведения для некоторых растений имеются в работах А. А. Юнатова (Юнатов, 1950, 1954, 1974; Цаценкин, Юнатов, 1951). Круглогодичные фенологические наблюдения в разных типах степей и в луговом сообществе проводили А. В. Калинина (1954, 1974), в горных степях и пустыне — Ю. М. Мирошниченко (1967).

В 1970 г. было начато изучение фенологии степных и пустынных сообществ на трех стационарах Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР. К настоящему времени некоторые данные по фенологии растений и сообществ опубликованы (Борисова, Попова, 1974; Борисова и др., 1976; Борисова, Санжид, 1981; Попова, Санжид, 1981; Санжид, 1980; Буевич, 1978, 1983; Буевич, Суховерко, 1974).

Все исследователи обращают внимание в первую очередь на неравномерность развития растений в период вегетации, когда периоды активной вегетации сменяются периодами полупокоя, особенно в пустынных степях и пустынях; на отсутствие эфемеров и эфемероидов; на своеобразие хода вегетации и цветения в степях Монголии по сравнению с казахстанскими и европейскими степями.

Задачи настоящей статьи состоят в выяснении особенностей фенологии степей МНР, общих для всей степной зоны, а также черт, характерных только для блока Дауро-Монгольских провинций (в понимании Лавренко, 1970), для различных подзон и полос и отдельных сообществ.

На трех стационарах экспедиции изучена фенология 8 сообществ луговых, разнотравных, сухих и пустынных степей.

Горно-лесостепной стационар расположен в Восточном Хангае на территории сомона Тэвшрулэх (Ара-Хангайский аймак). Здесь наблюдения проведены в течение 5 лет (1972—1975, 1980 гг.) в горных луговых, разнотравных и сухих степях.

Петрофитноразнотравно-типчаковое сообщество занимает верхнюю часть юго-западного склона увала (1755—1765 м над ур. м.), относится к луговым степям. Почва темно-каштановая, малоразвитая, легкосуглинистая. Сообщество насчитывает 92 вида. Преобладают *Festuca lenensis* Drob. и петрофитное разнотравье: *Arctogeron gramineum* (L.) DC., *Androsace incana* Lam., *Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge, *Aster alpinus* L. и др. виды. Общее проективное покрытие 70 %.

---

[1] Разнотравные (богаторазнотравные) и сухие (бедноразнотравные) степи относятся к одному подтипу настоящих, в понимании Е. М. Лавренко (1940), дерновинно-злаковых степей; в статье они рассматриваются раздельно.

Богаторазнотравно-байкальскоковыльное сообщество, расположенное на пологом склоне сопки северо-восточной экспозиции (1715—1730 м), также относится к луговым степям. Почва — чернозем контактно-луговатый легкосуглинистый. Сообщество слагают 105 видов растений. Из злаков преобладает *Stipa baicalensis* Roshev., имеются 2 вида осок — *Carex pediformis* C. A. Mey., *C. korshinskyi* Kom. — и многочисленное разнотравье — *Oxytropis myriophylla* (Pall.) DC., *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht., *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC., *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. и др. Общее проективное покрытие 80 %.

Разнотравно-мелкодерновинноэлаково-тырсовое сообщество, расположенное на пологом склоне сопки юго-восточной экспозиции (1620 м), относится к настоящим разнотравным степям. Почва темно-каштановая, мучнисто-карбонатная, легкосуглинистая. Сообщество образуют 84 вида. Кроме доминирующей *Stipa krylovii* Roshev., обычны мелкодерновинные злаки — *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Poa attenuata* Trin. — и разнотравье — *Astragalus inopinatus* Boriss., *Stellera chamaejasme* L., *Bupleurum bicaule* Helm и др. Общее проективное покрытие 70 %.

Карагановая мелкодерновиннозлаково-тырсовая сухая степь занимает верхнюю часть южного склона увалообразной сопки (1420 м). Почва каштановая супесчаная среднемощная. Сообщество насчитывает 55 видов. Преобладают злаки — *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Koeleria cristata*, *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel., из разнотравья наиболее обильны *Trigonella ruthenica* L., *Serratula centauroides* L., кустарниковый ярус образован *Caragana microphylla* Lam. Общее проективное покрытие 50—55 %.

На сухостепном стационаре, расположенном в Средней Халхе на территории сомона Унджул (Центральный аймак), наблюдения вели в 1973—1976 гг. на двух участках сухих степей.

Тырсово-холоднополынно-житняково-змеевковое с караганами сообщество расположено на увалистой равнине и занимает нижнюю часть пологого склона юго-юго-восточной экспозиции (1300 м). Почва каштановая. В сообществе выявлены 55 видов, преобладают злаки — *Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Stipa krylovii*, *Leymus chinensis* — и полукустарничек *Artemisia frigida* Willd. Хорошо выражен ярус кустарников из *Caragana microphylla*, *C. pygmaea* (L.) DC., *C. stenophylla* Pojark. Многочисленно разнотравье — *Allium bidentatum* Fisch. ex Prokh., *Astragalus galactites* Pall., *Cymbaria daurica* L., *Oxytropis selengensis* Bunge и др. Общее проективное покрытие 30—70 % (в разных микроценозах).

Осоково-змеевково-житняково-крупноковыльное сообщество приурочено к невысокому увалу и занимает очень пологий склон восточной экспозиции (1300 м). Это — гемипсаммофитный вариант сухих степей. Почва лугово-каштановая, остепненная супесчаная. Сообщество насчитывает 35 видов растений. Господствует *Stipa grandis* P. Smirn., обильны *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa* и 2 вида осоки — *Carex duriuscula* C. A. Mey. и *C. korshinskyi*. Разнотравье бедное по сравнению с другими сообществами сухих степей — *Cymbaria daurica*, *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Allium anisopodium* Ledeb., *A. bidentatum* и др. Общее проективное покрытие 50—60 %.

Пустынно-степной стационар расположен в Северной Гоби на подгорной равнине хр. Гурван-Сайхан (Гобийский Алтай) в окрестностях сомона Булган (Южно-Гобийский аймак). В 1970—1973 гг. здесь изучена фенология двух участков пустынных степей.

Холоднополынно-змеевково-ковыльковое с караганой сообщество расположено на приподнятой равнине (1300 м). Почва бурая, незасоленная, легкосуглинистая, местами супесчаная. В сообществе отмечены 49 видов. Преобладают *Stipa gobica* Roshev., *Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi и *Artemisia frigida*. Многочисленны представители разнотравья — *Allium mongolicum* Regel, *A. polyrhizum* Turcz. ex Regel, *Gypsophila desertorum* (Bunge) Fenzl, *Ptilotrichum canescens* (DC.) C. A. Mey. и др. Во влажные годы развиваются однолетние злаки

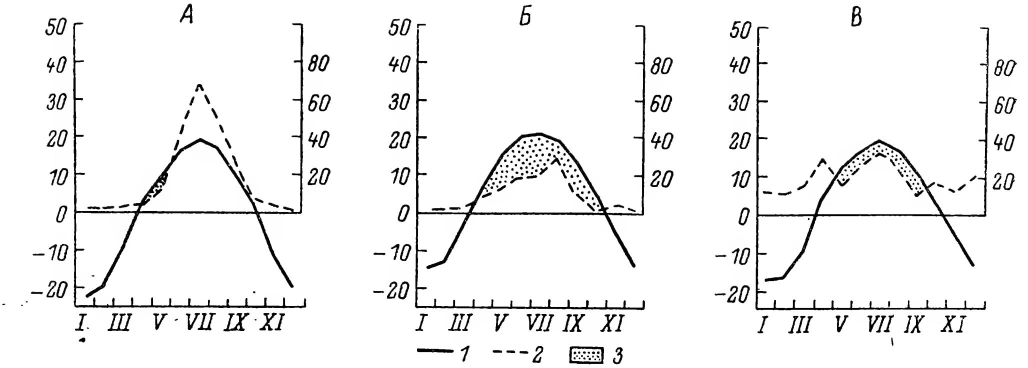


Рис. 1. Климадиаграммы.

А — Унджул (МНР, 1300 м над ур. м.), *Б* — Булган-Сайхан (МНР, 1300 м над ур. м.), *В* — Жана-Арка (СССР, Казахстан, 600 м над ур. м.). *1* — температура, *2* — осадки, *3* — засушливый период. Здесь и на рис. 2, 3 и 5, 6 *на оси абсцисс* — месяцы; *на осях ординат, слева* — температура, °С; *справа* — осадки, мм.

и маревые. Характерна *Caragana leucophloea* Pojark. Общее проективное покрытие колеблется по годам и элементам мозаики от 10—12 до 25—30 (40) %.

Холоднополынно-луково-ковыльковое сообщество приурочено также к подгорной равнине (1300 м). Почва бурая, незасоленная, легкосуглинистая и супесчаная. Сообщество отличается от предыдущего только большим обилием *Allium polyrhizum* и *A. mongolicum*, меньшим распространением *Cleistogenes songorica* и более слабой мозаичностью. Общее проективное покрытие в сухие годы — 15, во влажные — до 30—40 %.

В этих 8 сообществах изучены особенности прохождения фаз вегетативного и генеративного циклов: состав феноритмотипов, процент зимнезеленых видов, соотношение периодов вегетации и цветения, группы видов по длительности и по времени цветения.

Климат степных районов Монголии характеризуется резкой континентальностью, малым количеством осадков и своеобразным, летним режимом их выпадения. Зима — суровая и малоснежная, весна — сухая, теплая или прохладная, лето — теплое. До 90 % годового количества осадков выпадает именно в летний период. Осень с ранними заморозками, чаще — сухая.

Климатические условия степных сообществ горной лесостепи, сухостепной и пустынно-степной полос различаются по сумме осадков за год (соответственно 325, 236 и 117 мм), по средней годовой температуре (—2.9 °С в лесостепи Хангая, —0.3° в сухих степях Средней Халхи и 4.4° в пустынных степях Северной Гоби — рис. 1) и по радиационному индексу сухости М. И. Будыко (1971), составляющему в сравниваемых районах величины 2.8, 2.4 и 7.4.

Погодные условия разных лет и сезонов различаются между собой и отличаются от средних многолетних величин. Для степных районов Монголии, а особенно для пустынных степей, характерно весьма неравномерное выпадение осадков как во времени, так и в пространстве. Иногда в течение весны и первой половины лета дождей не выпадает совсем, иногда в течение одного месяца лета может выпасть 2—3 месячных нормы осадков.

При сравнении климата степей Монголии и Казахстана можно отметить бóльшую суровость климата МНР в зимнее время и менее жаркую погоду летом (см. рис. 1), что связано в значительной степени с разным режимом выпадения осадков. Малоснежные зимы способствуют выхолаживанию поверхности территории МНР и понижению зимних температур. Более низкие температуры воздуха летом обусловлены значительным числом облачных дней в этот период (Береснева, 1981). В отличие от климата МНР и Казахстана климат степей европейской части СССР более мягкий, с более влажной и теплой зимой, более влажным летом (максимум осадков приурочен к первой половине лета). При достаточно высоких среднемесячных температурах воздуха в июле и августе (выше 20°) засушливый период выражен здесь несколько слабее, так как действие высоких температур не столь заметно после периода раннелетних дождей.

Особенности вегетативного цикла. В Монголии суровость зимнего времени, ранние осенние и поздние весенние заморозки, глубокое промерзание почв и отсутствие влаги весной ограничивают период вегетации. В луговых степях Восточного Хангая вегетация продолжается с начала—середины мая до второй половины сентября, в настоящих и сухих степях Хангая — с начала мая до конца сентября—середины октября. Растения полосы сухих степей Средней Халхи вегетируют с конца апреля до середины октября. С конца апреля—начала мая до середины—конца октября продолжается вегетация в пустынных степях Северной Гоби. Длительность вегетации степных растений Монголии, таким образом, увеличивается с севера на юг от 4.5 до 6.5 мес.

Начинается вегетация с отрастания (или дорастания у злаков, осок и луков) листьев летне-зимнезеленых растений. Число вегетирующих видов в сообществах всех подзон нарастает в мае—июне, в июле—августе оно слегка увеличивается за счет появления всходов летне-осенних однолетников и озимых одно-двулетников. В пустынных степях в засушливые периоды лета прекращается вегетация периодически вегетирующих видов (виды рода *Allium*, *Rheum nanum* Siev., *Ferula bungeana* Kitag.). С выпадением достаточного количества осадков вегетация их возобновляется. Такое явление может наблюдаться несколько раз в сезон. В относительно влажные годы число вегетирующих видов пустынных степей, как и в других степных подзонах, увеличивается к июлю и держится постоянным в течение 2 месяцев. Конец вегетации связан с установлением устойчивых заморозков и выпадением снега (Калинина, 1954; Мирошниченко, 1967).

Самый длительный период вегетации отмечен в сухих степях европейской части СССР (Аскания-Нова) — от 8 мес (Короткова, 1957) до круглогодичной вегетации в отдельные годы (Васильева, 1971б). В луговых и настоящих европейских степях вегетация продолжается 7—8.5 мес (Балаш, 1961; Голубев, 1965). В казахстанских луговых, разнотравных и сухих степях длительность вегетации меньше (5—6.5 мес). В опустыненных степях Казахстана она продолжительнее (7—8 мес).

Длительность и характер вегетации определяются составом феноритмотипов. Набор феноритмотипов в степных сообществах Монголии относительно беден. Здесь выделены растения четырех феноритмотипов: вечнозеленые, летне-зимнезеленые, весенне-летне-осеннезеленые и летне-осеннезеленые. Вечнозеленые растения, как правило, не характерны для степных сообществ. Исключение составляют виды рода *Ephedra*, изредка встречающиеся в псаммофитных вариантах степей.

Группа летне-зимнезеленых растений неоднородна. По своему строению и поведению виды этой группы можно подразделить на настоящие летне-зимнезеленые и летне-зимнезеленые со слабой степенью зимнезелености. Первые сохраняют зеленые листья, хотя они бывают малочисленными и мелкими. В эту подгруппу входят виды разных жизненных форм: от кустарничков (*Thymus gobicus* Tschern.) и полукустарничков (*Artemisia frigida* и др.) до одно-двулетних трав (*Dontostemon integrifolius* (L.) C. A. Mey., *Lepidium densiflorum* Schrad.). Растения второй подгруппы обнаруживают свою зимнезеленость только при тщательном обследовании особей. Зимующие листья их единичны, бледно-зеленые или желтовато-зеленые, едва видны среди сухих влагалищ. Это — растения с ди-полициклическими побегами, зимующие с открытыми почками (большинство луков и дерновинных злаков) и виды с моноподиальным нарастанием побегов (виды родов *Astragalus*, *Oxytropis*, *Potentilla*).

В пустынных степях выделяется еще одна подгруппа летне-зимнезеленых видов — периодически зеленые растения (Попова, Санжид, 1981). Зеленые листья растений могут засыхать в любое время сезона вегетации при недостатке почвенной влаги (пустынно-степные виды рода *Allium*, *Rheum nanum*, *Ferula bungeana*).

Число летне-зимнезеленых видов увеличивается от сообществ горной лесостепи к пустынным степям (от 20 % в луговых степях Восточного Хангая до 50 % в пустынных степях Северной Гоби).

Группа весенне-летне-осеннезеленых растений представлена видами рода *Caragana*, злаками с моноциклическими побегами (*Cleistogenes squarrosa*, *C. songorica*), многолетним и однолетним разнотравьем с моноциклическими побегами (*Cymbaria daurica*, *Asparagus davuricus* Fisch. ex Link, *A. gobicus* Ivan. ex Grub., *Astragalus melilotoides* Pall., виды рода *Chenopodium* и др.). Некоторые виды могут проявлять себя то как летне-зимнезеленые, то как весенне-летне-осеннезеленые (*Lepidium densiflorum*, *Dontostemon integrifolius*).

Группа летне-осеннезеленых растений очень малочисленна (в луговых и сухих степях — 4, в пустынных — 20 %). Это—летне-осенние однолетники (*Corispermum mongolicum* Iljin, *Bassia dasyphylla* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze, *Eragrostis minor* Host и др.).

Четкая закономерность в распределении зимнезеленых видов в Евразиатской степной области пока не выявлена. Однако предположение Н. А. Прозоровского (1940) о том, что к югу увеличивается число летнезеленых видов, как справедливо отметила Л. П. Васильева (1971а), не подтвердилось. Намечается тенденция в пределах каждого блока степных провинций к увеличению зимнезеленых растений от севера к югу (Исаченко, Рачковская, 1961; Борисова, 1965; Голубев, 1965; Васильева, 1970, 1971а, и др.). Степень зимнезелености в европейских степях значительно выше, чем в монгольских (почти все осенние листья розеток там сохраняются зимой).

Основное отличие монгольских степей от степей европейских и казахстанских состоит в том, что в первых нет группы весенних (эфемероиды и эфемеры) и весенне-летних (гемиэфемероиды) растений (Юнатов, 1950, 1954; Борисова и др., 1976). Группа же летне-осенних однолетников играет большую роль в монгольских степях (Юнатов, 1950).

Особенность степей Монгольской провинции заключается в отсутствии здесь периодов летнего покоя и полупокоя. В сухих степях европейской части (Короткова, 1957; Васильева, 1971б), сухих и опустыненных степях Казахстана (Исаченко, Рачковская, 1961; Борисова, 1965) летний полупокой (иногда покой) наступает в конце июня—июле и продолжается от 1 до 2 мес. В сухие годы в пустынных степях Монголии возможны перерывы вегетации, но они не являются строго приуроченными к определенному времени вегетационного периода. Европейские луговые степи не имеют ни периода летнего покоя, ни полупокоя, а в настоящих степях этого блока провинций нет четкой выраженности периода полупокоя, но в сухие годы он может проявляться (Горшкова, 1952, 1954).

Т. И. Серебрякова (1976) выделила два типа кривых вегетации сообществ — бореальный и средиземноморский.

Кривые вегетации всех степных сообществ Монголии можно отнести к бореальному типу (рис. 2), однако эти кривые отличаются от типичных сжатой формой и смещением максимума вегетирующих видов на более поздние сроки (рис. 3). Подобные кривые, по-видимому, являются дауро-монгольским вариантом типа бореальных кривых. Такие же кривые характерны для Юго-Восточного Забайкалья и лесостепи Минусинской котловины (рис. 3, по Серебряковой, 1976).

Кривая вегетации пустынных степей Монголии в отличие от предыдущих многовершинна (см. рис. 2) с неопределенным числом спадов и подъемов в зависимости от погодных условий и числа периодов приостановки вегетации отдельных групп видов (периодически зеленых и однолетних растений). Во влажные годы она близка к дауро-монгольскому варианту бореального типа. По-видимому, это — гобийский вариант бореальной кривой.

Кривые вегетации разнотравных и сухих степей европейской части (Причерноморская степная провинция, по Лавренко, 1970) относятся к средиземноморскому типу. Для сухих и опустыненных степей Казахстана (Заволжско-Казахстанская провинция) характерна, по Серебряковой (1976) и О. А. Бедановой (1977), кривая вегетации, промежуточная между бореальным и средиземноморским типами. Наши наблюдения (Борисова, 1965, 1976; Попова, 1976) по сухим и опустыненным казахстанским степям, а также данные А. Б. Каденовой (1968) и З. Г. Беспаловой (1976) по северным пустыням свидетельствуют о том, что во влажные годы в отдельных сообществах (например, сообщество Anabasis

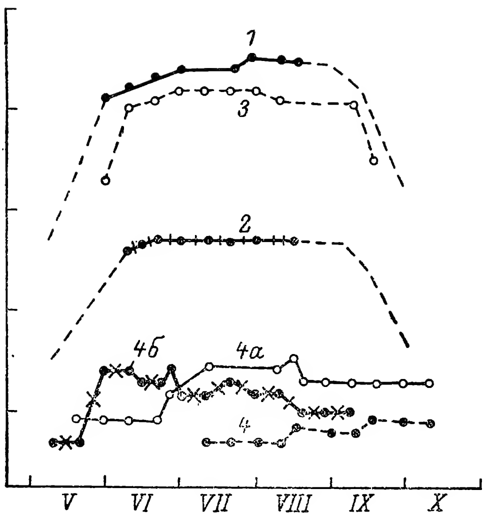


Рис. 2. Кривые вегетации степных сообществ.

1 — богаторазнотравно-байкальскоковыльная луговая степь Восточного Хангая (1972 г.); *2* — разнотравно-мелкодерновиннозлаково-тырсовая настоящая степь Восточного Хангая (1972 г.); *3* — тырсово-холоднополынно-житняково-змеевковая с караганами сухая степь Средней Халхи; *4* — холоднополынно-змеевково-ковыльковая пустынная степь Северной Гоби; *4* — очень сухой год (1970); *4а* — средний по увлажнению год (1971); *4б* — сухой год с относительно влажной весной (1972). *Пунктиром* показан предполагаемый ход кривой вегетации. Здесь и на рис. 3, 5, 6 *на оси ординат* — число видов.

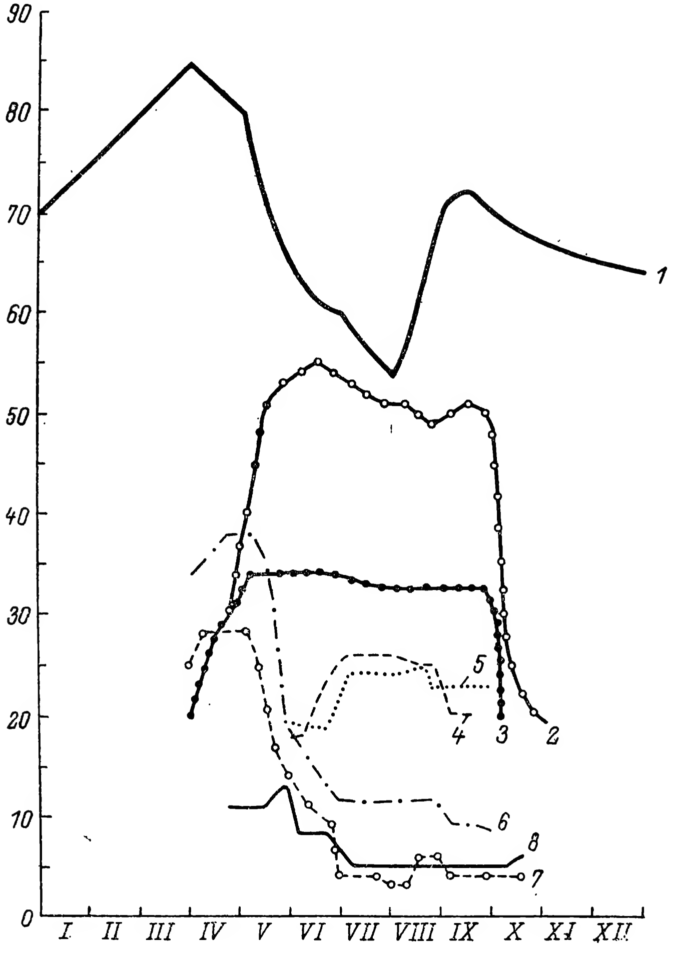


Рис. 3. Различные типы, подтипы и варианты кривых вегетации.

1 — средиземноморский тип — причерноморские ковыльно-типчаковые степи Аскания-Нова (Васильева, 1970); *2* — бореальный тип — ельник липняковый (Малышева, 1973); *3* — бореальный тип — полынно-злаковая степь (Кашина, 1964); *4* — дауро-монгольский вариант бореального типа — осоково-змеевково-житняково-крупноковыльная сухая степь (1974 г.); *5* — гобийский вариант бореального типа — холоднополынно-змеевково-ковыльковая пустынная степь (Попова, Санжид, 1981); *6—8* — казахстанский подтип средиземноморского типа: *6* — эфемероидно-итсигеково-белоземельнополынное пустынное сообщество (Каденова, 1968), *7* — биюргуновое пустынное сообщество (Каденова, 1968), *8* — тонковатополынно-тырсиковая опустыненная степь (Попова, 1976); кривые *3*, *6*, *7* вычерчены по феноспектрам, приведенным в выше перечисленных работах.

salsa) кривая вегетации приближается к средиземноморскому типу, когда в позднелетне-раннеосенний период образуется небольшой (второй) пик вегетации растений. В сухие годы этого пика нет, так как число отрастающих осенью видов нивелируется выпадающими из травостоя летнезелеными растениями. На этом основании такие кривые можно отнести к казахстанскому подтипу кривых вегетации средиземноморского типа (рис. 3).

Особенности генеративного цикла. Основной фенологической фазой генеративного цикла является цветение. Длительность цветения всех видов сообщества отражает наиболее активный период его жизнедеятельности (Голубев, 1969).

Общий период цветения сообщества составляет примерно 80—90 % всей длительности вегетации и продолжается в разные годы и в различных сообществах Монголии 4—5 мес. В благоприятные годы он начинается раньше (через 1—2—3 недели после начала вегетации), в сухие весны цветение запаздывает, а в пустынных степях отсутствует (Попова, Санжид, 1981 : 162, рис. 37б).

В европейских степях (Балаш, 1961; Голубев, 1965) длительность периода цветения несколько больше, чем в степях Южной Сибири, Забайкалья и Монголии, и составляет 6.5—7 мес, в казахстанских степях она немного больше, чем в Монголии, или такая же (Борисова, 1976; Попова, 1976; Беданокова, 1977) — около 5 мес.

Начало цветения в монгольских степях, как и в степях Юго-Восточного Забайкалья (Горшкова, 1966), обусловлено наличием растений—проантов, цветущих до развертывания листьев, — *Pulsatilla ambigua* (Turcz.) Juz., *P. turczaninovii* Kryl. et Serg. в луговых горных степях, и других видов с заранее (с осени) сформированными генеративными органами в почках: *Carex duriuscula*, *C. korshinskyi*, *Astragalus galactites* — в сухих степях, *A. grubovii* Sancz., *A. junatovii* Sancz., *Oxytropis aciphylla* Ledeb. — в пустынных степях. Все эти виды обладают корневищами или утолщенными стержневыми корнями, накапливающими запасные питательные вещества, что позволяет им цвести в самое засушливое время вегетационного периода.

Для всех степных сообществ характерно большое разнообразие растений по времени цветения, причем среди них есть виды, цветение которых приурочено к одному определенному сезону или подсезону: например *Carex duriuscula* — поздневесенний, *Stipa gobica* — раннелетний, *Agropyron cristatum* — среднелетний, *Artemisia frigida* — позднелетний, *A. xerophytica* Krasch. — раннеосенний вид. Значительно число видов, цветущих в течение 2—3 подсезонов и даже сезонов: с начала лета до осени цветут *Cymbaria daurica*, *Heteropappus altaicus*, *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Ptilotrichum canescens*. Эти виды либо имеют многоцветковые соцветия, либо годичные побеги их многократно ветвятся.

Ход цветения обусловлен составом групп растений по времени и по длительности цветения, а также обилием видов в каждой группе. Соотношение этих групп показано на рис. 4, *А*. Характерной особенностью монгольских степей является отсутствие ранневесенних видов. Это связано с сухим и прохладным началом весны, особенно в пустынных степях, где первые цветущие виды по существу являются поздневесенне-раннелетними. В сухих и особенно в пустынных степях преобладают виды, цветущие в середине и в конце лета, а в луговых и разнотравных — в середине. Заканчивается цветение в сентябре (октябре), причем проходит оно в это время уже вяло, без аспектов, так как доцветают единичные длительноцветущие виды. Доля осенних видов наибольшая в пустынных степях, где имеются позднецветущие виды *Artemisia frigida*, *A. xerophytica*, *Ajania fruticulosa*.

По сравнению с монгольскими в луговых европейских степях преобладают весенние и раннелетние виды (Голубев, 1965), а в сухих степях господствуют уже весенние виды (73 %, по Коротковой, 1957). В опустыненных степях Казахстана (Борисова, 1976; Попова, 1976) поровну весенних и летних видов (45—46 %), восточнее, в Южной Сибири — Хакасии, Центральной Туве, в Юго-Восточном Забайкалье — в луговых степях также преобладают раннелетние виды, а в разнотравных и сухих, как и в Монголии, — среднелетние (Кашина, 1964; Федоскин, 1975; Горшкова, 1977; Зверева, 1978, 1985).

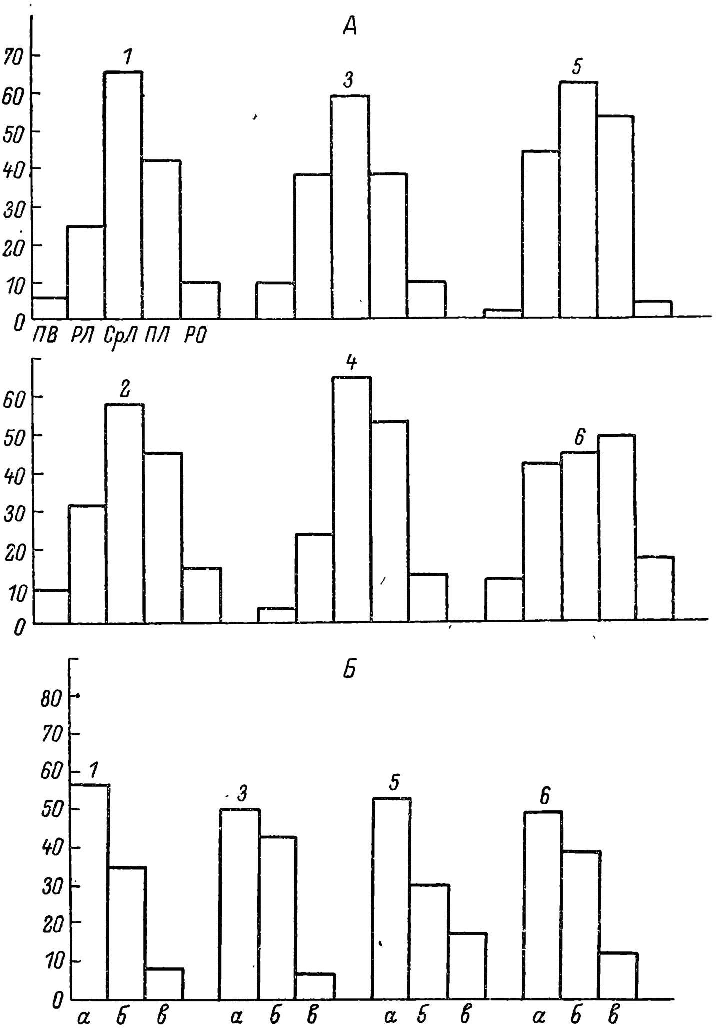


Рис. 4. Группы растений по времени (*А*) и по длительности (*Б*) цветения.

1 — богаторазнотравно-байкальскоковыльная луговая степь; *2* — петрофитноразнотравно-типчаковая луговая степь; *3* — разнотравно-мелкодерновиннозлаково-тырсовая настоящая степь; *4* — карагановая мелкодерновиннозлаково-тырсовая сухая степь; *5* — тырсово-холоднополынно-житняково-змеевковая с караганами сухая степь; *6* — холоднополынно-змеевково-ковыльковая пустынная степь *А* (*1*—*6*); *ПВ* — поздневесенние, *РЛ* — раннелетние, *СрЛ* — среднелетние, *ПЛ* — позднелетние, *РО* — раннеосенние; *Б* (*1*, *3*, *5*, *6*): *а* — кратковременно цветущие, *б* — долговременно цветущие, *в* — сверхдолговременно цветущие виды.

Группы растений по времени цветения связаны и в значительной мере определяются группами растений по длительности цветения. Подобно Серебряковой (1956), В. Н. Голубеву (Голубев, 1965; Голубев, Кобечинская, 1977б) и Г. А. Зверевой (1985) мы выделяем 3 группы растений по продолжительности цветения их ценопопуляций: 1 — кратковременно цветущие (цветут менее 1 мес);[2] 2 — долговременно цветущие (от 1 до 2 мес) и 3 — сверхдолговременно цветущие (более 2 мес). Во всех типах степей Монголии около половины видов и более — растения, цветущие кратковременно, но довольно много долговременно цветущих (рис. 4, *Б*), особенно в разнотравных и пустынных степях. Кроме того, в сухих и пустынных степях имеется значительный процент видов (10—20 %), цветущих очень долго. Однако необходимо иметь в виду, что в сухих и особенно в пустынных степях в засушливые годы долго- и сверхдолговременно цветущие растения цветут с перерывами или сильно сокращают сроки цветения (Борисова и др., 1976).

---

[2] Названия этих групп предложены Е. М. Лавренко (устное сообщение).

В европейских и казахстанских степях, по-видимому, значительно преобладают виды, цветущие кратковременно (данных еще очень мало). В луговых степях европейской части СССР, по сведениям Голубева (1965), кратковременно цветущих видов около 80 %, в Михайловской степи также преобладают кратковременно цветущие злаки и разнотравье (Сарычева, 1965), как и в сухих степях Аскания-Нова (Короткова, 1957; Васильева, 1971б). В опустыненных степях Казахстана, по нашим данным, таких видов уже 90 %, довольно много (75—80 %) их в различных степях Центральной Тувы (Зверева, 1985).

Таким образом, сухие и пустынные степи Монголии отличаются от других степей наличием значительного числа долго- и сверхдолговременно цветущих видов (см. рис. 4, *Б*).

Ход цветения растений в сообществе отражают кривые цветения. По-видимому, для каждого сообщества или для определенной группы сообществ характерен свой тип кривой цветения. Кривые, построенные по средним многолетним данным (Голубев, 1965, 1969), хорошо выявляют максимум цветущих видов и его приуроченность к определенному сезону. Однако такие кривые имеются только в цитированных работах Голубева и Зверевой, поэтому сравнение хода цветения в разных типах степей дано по конкретным (для какого-то определенного года) кривым. Форма кривой цветения зависит не только от времени и продолжительности цветения, но и от метеорологических условий года.

Горные луговые степи Хангая имеют одновершинные кривые цветения (рис. 5), как и луговые степи Минусинской котловины (Полынцева, 1973), Юго-Восточного Забайкалья (Горшкова, 1966) и европейской части СССР (Голубев, 1965), так как цветение здесь проходит более или менее равномерно (Пачоский, 1917). Однако в луговых степях Красноярской лесостепи (Кашина, 1964; Максимова, Волкова, 1975), Центральной Тувы (Зверева, 1985) характер кривой цветения 2—3-многовершинный (многовершинность эта часто носит пульсирующий характер, т. е. без резких пиков и спадов, иногда небольшие пики соответствуют разным по времени цветения группам растений). Максимум цветущих видов во всех луговых степях приурочен к середине лета. Подобная же картина наблюдается и в настоящих разнотравных степях: в горных степях Хангая (рис. 5), в донских степях (Балаш, 1961), в Михайловской степи (Сарычева, 1965) кривая цветения одновершинна, а в Старобельской степи (Горшкова, 1954), в Наурзумских степях Казахстана (Беданокова, 1977) уже выражены 2—3 (4) пика цветения. Максимум цветущих видов в европейских степях приурочен к началу лета, кроме Хомутовской степи, где он наблюдается в июне—июле (Кузнецова, 1964), а восточнее, в Казахстане, Южной Сибири и Монголии, сдвигается на начало августа (рис. 5). В сухих степях Монголии (Калинина, 1974; а также рис. 5), как и в Казахстане (Борисова, 1965, 1976; Попова, 1976), в Аскании-Нова (Васильева, 1971б), кривые цветения везде многовершинны, но на западе максимум цветения приурочен к концу весны—началу лета (когда наблюдается полное развитие эфемеров и эфемероидов), а в Монголии — к концу лета (первая декада августа), т. е. ко времени цветения средне- и позднелетних растений (рис. 5). В некоторые годы резче выражен раннелетний максимум.

Особый характер кривой цветения отмечен в пустынных степях Монголии (см. рис. 5) и в опустыненных степях Казахстана (Борисова, 1965, 1976; Попова, 1976): во влажные годы она многовершинна, а в сухие — состоит из двух самостоятельных кривых, разделенных периодом, когда цветущие виды отсутствуют.

Сравнение различных типов степей по форме кривых цветения показывает, что характер их изменяется от луговых к опустыненным и пустынным от одновершинной к дву-многовершинной. Максимум цветущих видов с середины лета (в луговых и разнотравных степях) сдвигается в европейской части СССР и в Казахстане на более ранние сроки (начало лета), а в Монголии и Южной Сибири — на более поздние (начало позднего лета). Всегда во влажные годы максимум цветущих видов наступает позднее, а в сухие — раньше, чем в средние по увлажнению годы. В целом же ход цветения, как и ход вегетации, определяются климатическими условиями, и в первую очередь режимом выпадения осадков.

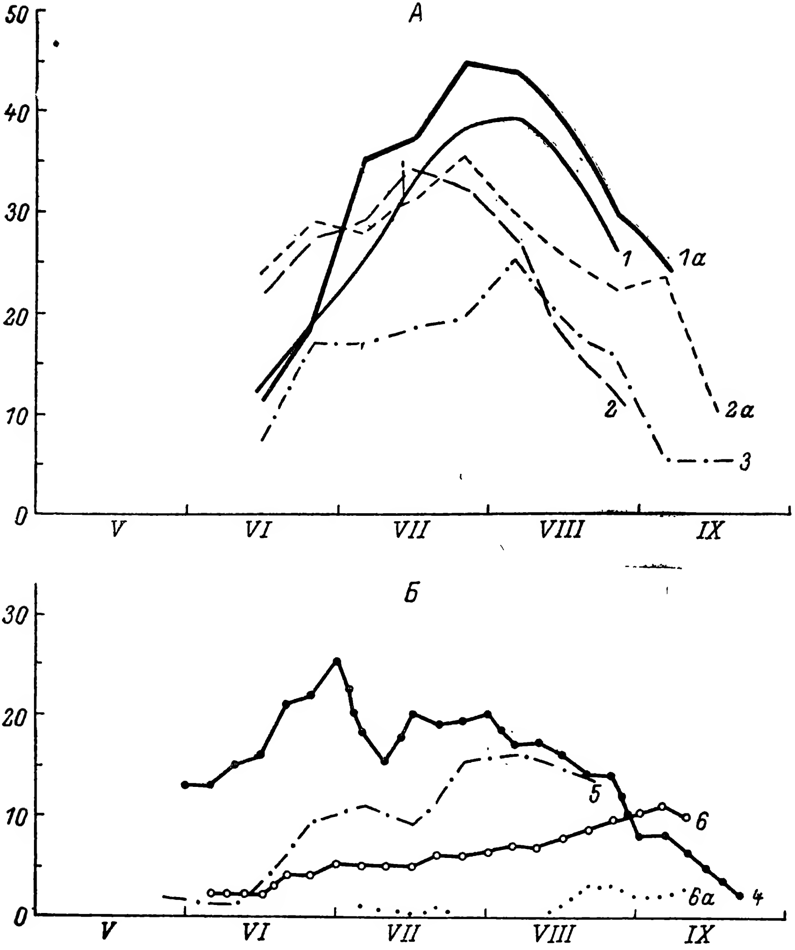


Рис. 5. Кривые цветения степных сообществ Восточного Хангая (*А*), Средней Халхи и Северной Гоби (*Б*).

1 — богаторазнотравно-байкальскоковыльная луговая степь (*1* — влажный год, 1973; *1а* — засушливый, 1974); *2* — разнотравно-мелкодерновиннозлаково-тырсовая настоящая степь (*2* — влажный год, 1973; *2а* — засушливый, 1974); *3* — карагановая мелкодерновиннозлаково-тырсовая сухая степь (средние данные); *4* — тырсово-холоднополынно-житняково-змеевковая с караганами сухая степь (средний по увлажнению год, 1974); *5* — осоково-змеевково-житняково-крупноковыльная сухая степь (влажный год, 1976); *6* — холоднополынно-змеевково-ковыльковая пустынная степь (*6* — средний по увлажнению год, 1971; *6а* — очень сухой, 1970).

Специфичны для разных типов степей также кривые плодоношения и обсеменения. Они отчасти отражают эффективность цветения растений. Общая длительность плодоношения — созревания плодов и семян растений — примерно на 1—1.5 мес короче длительности цветения (рис. 6). В степной области по направлению с запада на восток общая длительность созревания плодов несколько уменьшается, так как сокращается период вегетации, а с севера на юг незначительно увеличивается или остается на одном уровне в разных типах степей. Отличны от других только пустынные степи Монголии (Попова, Санжид, 1981), где длительность плодоношения почти в 2 раза короче длительности цветения. Известно, что в суровых условиях цветение не всегда эффективно, т. е. не всегда заканчивается формированием плодов (Борисова и др., 1976; Беспалова и др., 1980).

Данных по ходу плодоношения в различных типах степей очень мало (Жмыхова, 1975; Голубев, Кобечинская, 1977а). По имеющимся сведениям можно предположить, что характер кривой плодоношения в какой-то мере подобен характеру кривой цветения, но обычно с меньшим числом пиков (при многовершинности кривой цветения). В луговых и разнотравных степях Монголии кривая плодоношения одновершинная с максимумом плодоносящих

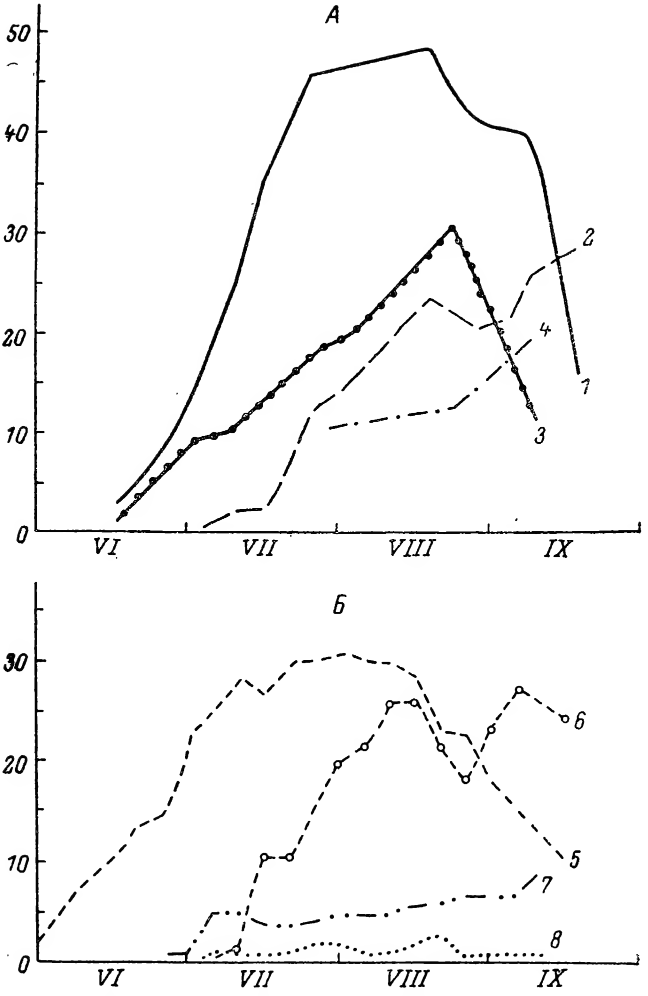


Рис. 6. **Кривые плодоношения и обсеменения степных сообществ Восточного Хангая (*А*), Средней Халхи и Северной Гоби (*Б*).**

1, 2 — богаторазнотравно-байкальскоковыльная луговая степь; 3, 4 — мелкодерновинноэлаково-тырсовая сухая степь; 5, 6 — тырсово-холоднополынно-житняково-змеевковая сухая степь; 7, 8 — холоднополынно-змеевково-ковылковая пустынная степь: *нечетные* номера — плодоношение, *четные* — обсеменение.

видов в августе, т. е. поздним летом (рис. 6), в луговых степях европейской части СССР выражен один пик плодоношения (реже — 2), в настоящих (Хомутовская степь) максимум плодоношения сдвинут на середину июня (Кузнецова, 1964). В опустыненных степях Казахстана — 2 одинаковых пика плодоношения — раннелетний и осенний (Борисова, 1976; Попова, 1976). В пустынных степях Монголии максимальное число плодоносящих видов отмечено в конце августа (Попова, Санжид, 1981), иногда оно сдвигается на середину этого месяца (Калинина, 1974).

Длительность периода диссеминации в степях еще менее изучена. Можно указать только на начало обсеменения, которое наступает по отношению к началу плодоношения примерно на 2 недели позже. В луговых степях Монголии обсеменение начинается в первой половине июля, в сухих степях — раньше, со второй декады июня, в пустынных степях — с конца июня (рис. 6). Максимум обсеменения сдвинут на более поздние сроки по сравнению с максимумом плодоношения также на 2 недели. Конец обсеменения приходится в основном на осень, но в некоторых степях Монголии и в Забайкалье (Данилов, 1937), а также в степях предгорного Крыма (Голубев, Кобечинская, 1977а) он длится до весны, особенно там, где есть такие длительнообсеменяющиеся виды, как полыни и некоторые другие сложноцветные, поздноцветущие виды, например в Монголии *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski или растения с длительной фазой плодоношения, как у *Carex korshinskyi*. У осоки плоды урожая 1975 г. в 1976 г. начали осыпаться только в середине июня, т. е. через год после завязывания.

Из вышесказанного можно сделать следующее заключение. Кривые вегетации, цветения, плодоношения, обсеменения в разных сообществах имеют различную конфигурацию в зависимости от состава феноритмотипов, групп по времени цветения, плодоношения и др. Разная высота кривых связана с флористическим богатством сообщества и метеорологическими условиями года. Характер кривых некоторых сообществ зависит от погоды (в Казахстане в одни годы тип кривых может быть бореальным, в другие — средиземноморским, в Северной Гоби — дауро-монгольским или гобийским).

Подзональные и провинциальные особенности фенологии сообществ могут иметь и одинаковую, и противоположную направленность. Если длительность вегетации и цветения в Степной области уменьшается с запада на восток и увеличивается с севера на юг, то число и красочность аспектов убывают как с севера на юг, так и с запада на восток. Каждой провинции или блоку провинций соответствуют определенные типы (подтипы, варианты) кривых вегетации и цветения. Так, для Восточноевропейской лесостепной провинции характерен бореальный тип кривой вегетации и одновершинная кривая цветения с максимумом в середине лета, для Причерноморской степной провинции — оба типа кривых вегетации (бореальный для разнотравных и средиземноморский для сухих и опустыненных степей), одновершинная кривая цветения для разнотравных и дву-многовершинная — для сухих и опустыненных степей. Для Заволжско-Казахстанской степной провинции свойственны казахстанский подтип кривой вегетации и многовершинная кривая цветения. Хангайско-Даурская лесостепная провинция имеет дауро-монгольский вариант кривой вегетации и одновершинную кривую цветения с максимумом в середине лета. Монгольская степная провинция — дауро-монгольский вариант кривой вегетации и многовершинную кривую цветения с максимумом цветущих видов поздним летом. Для Северогобийской пустынностепной провинции (в понимании Юнатова, 1974) характерны гобийский вариант кривой вегетации и многовершинная (с перерывами в сухие годы) кривая цветения с максимумом в позднелетний период.

Фенологические кривые отражают общие черты климата и главным образом особенности распределения осадков. Сухие степи южной части Красноярского края, флористически близкие сухим степям Средней Халхи (Лавренко, Никулина, 1984), имеют сходную фенологию (Зверева, 1985).

Во всей Степной области резко проявляется сезонность всех компонентов степей (Мордкович, 1982). Начало цветения практически совпадает с началом активной вегетации растений вследствие наличия проантов, геофитов и моноподиально нарастающих трав с заранее сформированными цветками. Цветение происходит почти в течение всего активного периода вегетации (в сухие годы с перерывами, иногда вяло). Для степей характерно отсутствие настоящих вечнозеленых растений.

Дальнейшие фенологические наблюдения и составление кривых по средним многолетним данным позволят подтвердить или исправить сделанные выводы.

ЛИТЕРАТУРА

Балаш А. Приазовские степи правого берега Дона. — Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовск. унив., 1961. 183 с. — *Беданокова О. А.* Ритм сезонного развития растений псаммофильно-разнотравной овсяницево-перистоковыльной ассоциации песчаной степи Наурзумского заповедника. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, вып. 4, с. 89—103. — *Береснева И. А.* Климат пустынностепного стационара.—В кн.: Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (Булган сомон). Л.: Наука, 1981, с. 7—18. — *Беспалова З. Г.* Фенологическое развитие растений. — В кн.: Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1976, с. 176—180, 223—226. — *Беспалова З. Г.*, *Борисова И. В.*, *Попова Т. А.*, *Санжид Ж.* Семенное возобновление растений. — В кн.: Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Природные условия (Булган сомон). Л.: Наука, 1980, с. 154—175. — *Борисова И. В.* Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности

Центрального Казахстана. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1965, вып. 17, с. 64—99. — *Борисова И. В.* Фенологическое развитие растений. — В кн.: Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1976, с. 40—50. — *Борисова И. В.*, *Беспалова З. Г.*, *Попова Т. А.* Особенности фенологического развития растений степных и пустынных сообществ Северной Гоби (МНР).— В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976, с. 239—255. — *Борисова И. В.*, *Попова Т. А.* Учет фенологического состояния степных и пустынных растений Северной Гоби (МНР). — В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л.: Наука, 1974, с. 66—75. — *Борисова И. В.*, *Санжид Ж.* Фенологическое развитие. — В кн.: Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (Булган сомон). Л.: Наука, 1981, с. 47—59. — *Будыко М. И.* Климат и жизнь. Л.: Наука, 1971. 472 с. — *Буевич З. Г.* Особенности фенологического развития некоторых степных и луговых сообществ горных лесостепей Восточного Хангая. — В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978, с. 111—114. — *Буевич З. Г.* Фенология степных сообществ Восточного Хангая. — Тр. III Междунар. симп. в г. Халле (Halle), 1983, с. 84—85. — *Буевич З. Г.*, *Суховерко Р. В.* Фенологическое развитие и биологическая продуктивность ковыльных степей предгорий Хангая. — В кн.: Структура и динамика степных экосистем МНР. Л.: Наука, 1974, с. 143—148. — *Васильева Л. П.* Ритм годичного развития растений причерноморских степей. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1970, т. 75, вып. 1, с. 49—59. — *Васильева Л. П.* Предзимнее состояние и характер зимнего покоя растений причерноморских степей. — Науч. докл. высшей школы, Биол. науки, 1971а, № 6, с. 77—84. — *Васильева Л. П.* Ритм годичного развития, побегообразование и жизненные формы растений причерноморских степей: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1971б. 16 с. — *Голубев В. Н.* Экологобиологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965, 288 с. — *Голубев В. Н.* К методике составления кривых цветения растительных сообществ. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, т. 74, вып. 2, с. 90—97. — *Голубев В. Н.*, *Кобечинская В. Г.* К изучению ритмов плодоношения и диссеминации растений степных и лесных фитоценозов предгорного Крыма. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1977а, т. 82, вып. 2, с. 103—113. — *Голубев В. Н.*, *Кобечинская В. Г.* Ритмика цветения степных и лесных сообществ лесостепи предгорного Крыма. — Бот. журн., 1977б, т. 62, № 8, с. 1154—1162. — *Горшкова А. А.* Сезонное развитие степных пастбищ Ворошиловградской области в связи с их улучшением: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1952. 20 с. — *Горшкова А. А.* Материалы к изучению степных пастбищ Ворошиловградской области в связи с их улучшением. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, вып. 9, с. 442—544. — *Горшкова А. А.* Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — М.: Наука, 1966. 272 с. — *Горшкова А. А.* Сроки зацветания растений в связи с биоморфологией. — В кн.: Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977, с. 43—52. — *Данилов С. И.* Характеристика кормового достоинства травостоя зимних пастбищ Бурят-Монголии. — Вестн. ДВ фил. АН СССР, 1937, № 25, с. 85—104. — *Жмыхова В. С.* Фенология плодоношения травянистых растений Стрелецкой степи. — В кн.: Сезонное развитие природы. М.: ГО АН СССР, 1975, с. 31—33. — *Зверева Г. А.* Ритмы сезонного развития растений и степных сообществ Хакасии. — В кн.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1978, с. 109—128. — *Зверева Г. А.* Сезонная ритмика цветения степных сообществ Центральной Тувы. — Экология, 1985, № 4, с. 18—26. — *Исаченко Т. И.*, Рачковская Е. И. Основные зональные типы степей Северного Казахстана. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, вып. 13, с. 133—397. — *Каденова А. Б.* Ритмы развития растений в эфемероидно-итсигеково-полынном и биюргуновом сообществах. — В кн.: Биоэкологические основы использования и улучшения пастбищ Северного Приаралья. Алма-Ата: Наука, 1968, с. 88—95. — *Калинина А. В.* Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. — Тр. Монг. комиссии АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, вып. 60. 128 с. — *Калинина А. В.* Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики (их структура и продуктивность). Л.: Наука, 1974. 188 с. — *Кашина Л. И.* Фитофенологические наблюдения над некоторыми ассоциациями южной части Красноярской лесостепи. — В кн.: Растительный покров Красноярского края. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1964, вып. 1, с. 201—211. — *Короткова Е. И.* Динамика развития типчаково-ковыльной заповедной степи Аскания-Нова в связи с погодными условиями. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 6, с. 889—902. — *Кузнецова Г. А.* Сезонные и годичные изменения растительного покрова Хомутовской степи. — Укр. бот. журн., 1964, т. 21, № 3, с. 75—83. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР. — В кн.: Растительность СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 1—265. — *Лавренко Е. М.* Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 12, с. 1734—1747. — *Лавренко Е. М.*, *Никулина Р. И.* Положение сухих степей в системе ботанико-географического районирования СССР. — В кн.: Сухие степи МНР. Природные условия (сомон Унджул). Л.: Наука, 1984, с. 6—10. — *Максимова Г. Н.*, *Волкова В. Г.* К вопросу о сезонной ритмике некоторых показателей растительности в степях Хакасии. — В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1975, с. 59—67. — *Малышева Г. С.* Сезонная ритмика фитоценозов. — В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973, с. 71—88. — *Мирошниченко Ю. М.* Динамика степной и пустынной растительности в Центральной части МНР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1967. 20 с. — *Мордкович В. Г.* Степные экосистемы. Новосибирск: Наука, 1982. 207 с. — *Пачоский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии. Вып. 2. Степи. Херсон, 1917. 366 с. — *Полынцева Н. А.* Ритм годичного развития растений кустарниковых степей Таштыпской лесостепи Минусинской котловины. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1973, № 4, с. 81—90. — *Попова Т. А.* Фенологическое развитие растений. — В кн.:

Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1976, с. 118—126. — *Попова Т. А.*, *Санжид Ж.* Фенологическое развитие. — В кн.: Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (Булган сомон). Л.: Наука, 1981, с. 156—165. — *Прозоровский Н. А.* Наблюдения над осенним и зимним состоянием степных растений. — Тр. Центр. черноземн. гос. запов. Курск, 1940, вып. 1, с. 273—301. — *Санжид Ж.* Перезимовывание гобийских растений (МНР). — Бот. журн., 1980, т. 65, № 2, с. 224—230. — *Сарычева З. А.* Сезонные изменения степной растительности в заповеднике Михайловская целина. — Укр. бот. журн., 1965, т. 22, № 4, с. 58—62. — *Серебрякова Т. И.* Побегообразование и ритм сезонного развития заливных лугов средней Оки. — Учен. зап. Моск. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 1956, т. 97, № 3, с. 43—120. — *Серебрякова Т. И.* Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР. — В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976, с. 216—238. — *Федоскин Н. В.* Ритм сезонного развития, побегообразование и жизненные формы растений степей Юго-Восточного Забайкалья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1975. 29 с. — *Цаценкин И. А.*, *Юнатов А. А.* Естественные кормовые ресурсы МНР. Восточная часть Гоби. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 350 с. — *Юнатов А. А.* Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. — Тр. Монг. комис. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, вып. 39. 224 с. — *Юнатов А. А.* Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. — Тр. Монг. комис. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, вып. 56. 352 с. — *Юнатов А. А.* Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. Л.: Наука, 1974. 132 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VII 1986.

SUMMARY

A comparison of meadow, mixed herb, arid and desert steppes of Mongolia using some characteristics of vegetative and generative phenological cycles and published information on the steppes of the European part of the USSR and Kazakhstan showed distinguished features of steppe phenology as a whole and also phenological differences of provinces and subzones.

Vegetative and flowering curve analysis (graphical representation of the seasonal changes of the number of vegetating and flowering species of plant communities in different steppe types revealed certain regular alteration in the shape of the curves in the west-east and north-south directions. Variants of boreal vegetative curves characteristic of Mongolia steppe province (Dauro-Mongolian) and of North-Gobi desert steppe province (Gobi) are distinguished.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.8 : 581.48

А. Л. Тахтаджян, В. И. Трифонова

АНАТОМИЯ СЕМЯН *GLAUCIDIUM PALMATUM* В СВЯЗИ С ЕГО СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ

A. L. TAKHTAJAN, V. I. TRIFONOVA. SEED ANATOMY OF *GLAUCIDIUM PALMATUM* IN RELATION TO ITS TAXONOMIC POSITION

Впервые было проведено исследование анатомического строения семенной кожуры монотипного рода *Glaucidium*. Семена этого растения характеризуются своеобразным внешним обликом и внутренним строением. По форме, окраске, размерам, наличию крыла, так же как по анатомическому строению семенной кожуры, *G. palmatum* четко отличается от представителей порядков *Ranunculales* и *Paeoniales*, и в частности от представителя монотипного сем. *Hydrastidaceae* — *Hydrastis canadense*, с которым многие авторы сближают исследуемый нами род.

Монотипный род *Glaucidium* был описан P. Siebold и J. Zuccarini (1845) с о. Хоккайдо. Они включили его в сем. *Ranunculaceae*, но при этом указали также: «Die Gattung gehört demzufolge gewiss auch nicht zu den Papaveraceen, sondern reiht sich unter Paeonieen an Paeonia selbst an». Впоследствии многие авторы вплоть до A. Cronquist (1981) продолжали относить этот род к сем. *Ranunculaceae* s. l., причем сближали его с самыми разными представителями этого обширного семейства. A. Gray (1859), специально исследовавший систематические связи рода, пришел к выводу, что он близок не к трибе *Paeonieae*, как думали Siebold и Zuccarini (1845), а к североамериканскому роду *Hydrastis*. В своей работе по морфологии и систематике сем. *Ranunculaceae* K. Prantl (1888) включает род *Glaucidium* вместе с родами *Hydrastis* и *Paeonia* в трибу *Paeonieae* сем. *Ranunculaceae*, основываясь главным образом на том, что наружный интегумент семязачатка длиннее внутреннего, что, как оказалось впоследствии, было ошибкой, так как в действительности наружный интегумент короче внутреннего (Kumazawa, 1938; Tamura, 1972). A. Engler и E. Gilg (1924) с полным основанием исключили роды *Glaucidium* и *Hydrastis* из трибы *Paeonieae*. Но они выделили оба этих рода в отдельную трибу *Hydrastideae*, которую позднее B. Janchen (1949) отнес к подсем. *Hydrastidoideae*.

Однако далеко не все авторы включали род *Glaucidium* в сем. *Ranunculaceae*. Ряд авторов (Hallier, 1905, 1912; Lotsy, 1911; Himmelbaur, 1913; Miyaji, 1927; Langlet, 1928; Wettstein, 1935; Кузнецов, 1936) относили этот род к сем. *Berberidaceae* и обычно включали его в подсем. *Podophylloideae*, но W. Himmelbaur (1913) исключил роды *Glaucidium* и *Hydrastis* из *Podophylloideae* и установил подсем. *Glaucidiodeae*. Принимая подсем. *Glaucidiodeae* в составе родов *Glaucidium* и *Hydrastis*, M. Kumazawa (1930) исключил их из сем. *Berberidaceae* и отнес к сем. *Podophyllaceae*. Однако позднее он (Kumazawa, 1938) исключил *Glaucidiodeae* из сем. *Podophyllaceae* и вернул его в сем. *Ranunculaceae*. Позднее M. Tamura (1962, 1963, 1972) пришел к выводу, что нет оснований для сближения родов *Glaucidium* и *Hydrastis* и выделил первый из них в отдельное самостоятельное сем. *Glaucidiaceae*, которое, однако, признают лишь немногие авторы (Tamura, 1962, 1963, 1972; Тахтаджян, 1966, 1980; Takhtajan, 1969, 1980, 1986; Dahlgren, 1975, 1983; Tobe, 1981; Tobe, Keating, 1985; Thorne, 1983).

Такова вкратце история таксономических перипетий рода *Glaucidium*. Этот род несомненно заслуживает ранга самостоятельного семейства. Однако, признавая самостоятельность монотипного сем. *Glaucidiaceae*, необходимо выяснить его систематические связи. Tamura (1962, 1963) и Тахтаджян (1966, 1980; Takhtajan, 1969, 1980, 1986) продолжали сближать это семейство с *Ranunculaceae*, однако в 1972 г. Tamura приходит к выводу, что *Glaucidiaceae* необходимо исключить из *Ranunculales*. R. Dahlgren (1975, 1983) включает *Glaucidiaceae* в качестве самостоятельного семейства в пор. *Ranunculales*. H. Tobe (1981), а вслед за ним и R. Thorne (1983) сближают *Glaucidiaceae* с *Paeoniales* (в системе Thorne оба семейства составляют порядок *Paeoniales*). Наконец, один из авторов этой статьи (Takhtajan, 1986) предложил выделить сем. *Glaucidiaceae* в отдельный пор. *Glaucidiales*, который помещает между *Ranunculales* и *Papaverales*.

Несмотря на значительное число работ, посвященных роду *Glaucidium*, морфология и анатомия семени этого рода все еще остаются неизученными. В данной работе мы пытаемся восполнить этот пробел.

Материал и методика

Нами были исследованы семена, любезно присланные японскими ботаниками H. Hara, M. Tamura и K. Ywatsuki. Кроме того, были изучены семена и гербарные образцы, хранящиеся в Гербарии и Музее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Семена замачивали на несколько часов в смеси спирт, глицерин, вода 1 : 1 : 1, срезы изготовляли на замораживающем микротоме. Для сравнения часть материала была обработана и заключена в парафин по обычной цитологической методике. Были проведены гистохимические реакции на масла и белки.

Анализ микроструктуры поверхности, сколов и срезов семян проводили на сканирующем электронном микроскопе JSM-35C. Для сравнения срезы семенной кожуры также изучали со световым микроскопом МБИ-3.

Изученный материал:

1. Botanical Garden of Hokkaido University, Sapporo, 1974, M. Tamura.
2. Alpine Botanical Garden of Tokyo University, Nikko, 1974, M. Tamura.
3. Семена, хранящиеся в Музее под № 2521, с этикеткой: «e Hokodate m. Maxim.».
4. Семена, хранящиеся в Музее под № 2521, с этикеткой: «e Jesso m. Maxim.».
5. Mt. Shirane W of Nikko, northern C. Honshu, Japan, T. Yuzawa, 21 Aug. 1984.

Результаты и обсуждение

Род *Glaucidium* характеризуется своеобразным типом плода, представляющим собой 2 (редко 1 или 3) листовки, сросшиеся у основания и раскрывающиеся одновременно с брюшной и спинной сторон (рис. 1, *А*). Многочисленные (15—20) семена также весьма необычны. Они довольно крупные, до 14 мм дл. и до 10 мм шир., плоские, обратнояйцевидные, окаймленные крылом, светлоокрашенные, с рубчиком на несколько суженном и оттянутом конце (рис. 1, *Б*; 2, *А*, *Б*, *Д*). Крыло, образованное разросшимся наружным интегументом, — до 3.5 мм шир. Хорошо сохраняется проводящий пучок, идущий от фуникулуса почти до самого микропиле (перихалазальное семя?) (рис. 2, *А*, *Д*). Поверхность семени сетчатая за счет более или менее правильных многоугольных клеток с четко очерченными контурами (табл. I, *А*). В области крыла они несколько вытянутые (табл. I, *Б*).

Семенная кожура, образованная обоими интегументами, в основном сохраняющими клеточную структуру в зрелом семени, представлена 9—10 клеточными слоями (рис. 2, *В*); толщина ее 125—145 мкм.

В зрелых семенах наружная эпидерма наружного интегумента образует защитный слой и состоит из довольно крупных клеток с утолщенными наружными и внутренними тангенциальными стенками. Радиальные стенки менее утолщены. На поверхности эпидермы заметен слой кутикулы. Лежащие под эпидермой 2—3 слоя паренхимных клеток также обладают несколько утолщенными клеточными оболочками (рис. 2, *В*; табл. II, *Б*). Последующие слои тонкостенные и в разной степени сжатые. Самые внутренние паренхимные слои, так же как внутренняя эпидерма наружного интегумента, часто теряют клеточную структуру, становясь неотличимыми от слоев внутреннего интегумента, в связи с чем в зрелом семени довольно трудно установить границу

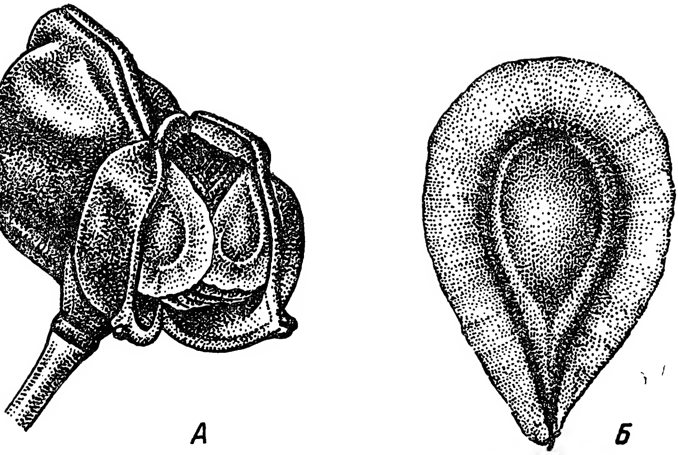


Рис. 1.

А — плод (увел. 1.5); *Б* — семя (увел. 4); рисунки с натуры О. П. Фиминой.

между наружным и внутренним интегументами, тем более что промежуточная кутикула не выявляется. Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента представлена слоем некрупных, тангенциально-вытянутых клеток, наполненных темноокрашенным гидрофильным содержимым. Утолщенные оболочки этих клеток пронизаны многочисленными косыми порами. На внутренней стороне их заметен слой кутикулы (рис. 2, *В*; табл. II, *В*).

Наблюдаются достаточно четкие различия в строении семенной кожуры середины семени и крыла. Крыло образовано разросшимися клетками паренхимы наружного интегумента, дифференцированными в крупные гидроциты (рис. 2, *Г*; табл. I, *Г*). Субэпидермальные слои выделяются только при переходе в крыло (табл. I, *В*).

Остатки нуцеллуса в виде 1—2 слоев пустых крупных сжатых тонкостенных клеток (рис. 2, *В*). Эндосперм обильный, занимает весь объем семени; вокруг зародыша он разрушается (рис. 2, *А*, *Б*). В клетках его различимы белковые тельца с глобоидами и капли масла.

Зародыш до 5 мм дл., что составляет $\approx 1/3$ длины семени, осевой, лопатчатый, по форме несколько сходный с зародышами некоторых видов сем. *Berberidaceae*, в частности *Mahonia aquifolium* (Martin, 1946). От них он отличается значительно более крупными и слегка асимметричными семядолями (рис. 2, *Д*). К моменту созревания семени зародыш полностью сформирован и дифференцирован на семядоли, гипокотиль и корешок (Tamura, 1972) (рис. 2, *Д*), в которых хорошо заметна проводящая система (рис. 2, *А*).

У представителей рода *Paeonia*, с которым род *Glaucidium* сближают некоторые авторы, семена иные (см. таблицу). Они, как правило, крупные, эллипсоидальные или шаровидные, темноокрашенные, чаще всего черные, матовые или блестящие, снабжены ариллусом. Поверхность семени ребристая (Меликян, Аствацатрян, 1971) или мелкоточечно-ямчатая. Наружный интегумент в семязачатках превышает внутренний, зародыш, как правило, не превышает $1/3$ длины семени. Проводящий пучок кончается у халазы или образует постхалазальные ответвления (Corner, 1976). Семенная кожура *Paeonia* также отличается от семенной кожуры *Glaucidium* прежде всего большей толщиной и бо́льшим числом слоев клеток, формой клеток наружной эпидермы наружного интегумента, наличием гиподермальной палисады, недифференцированным внутренним интегументом и рядом других признаков (Меликян, Аствацатрян, 1971).

У рода *Hydrastis*, с которым также часто сближают род *Glaucidium*, семена мелкие (3.0—4.0 мм дл. и 2.0—3.0 мм шир.), округло-эллипсоидальные, черные, без крыльев. Наружный интегумент, так же как и у *Paeonia*, длиннее внутреннего, зародыш не превышает по длине $1/10$ длины семени. Семенная кожура отличается от семенной кожуры *Glaucidium* большей толщиной, бо́льшим числом

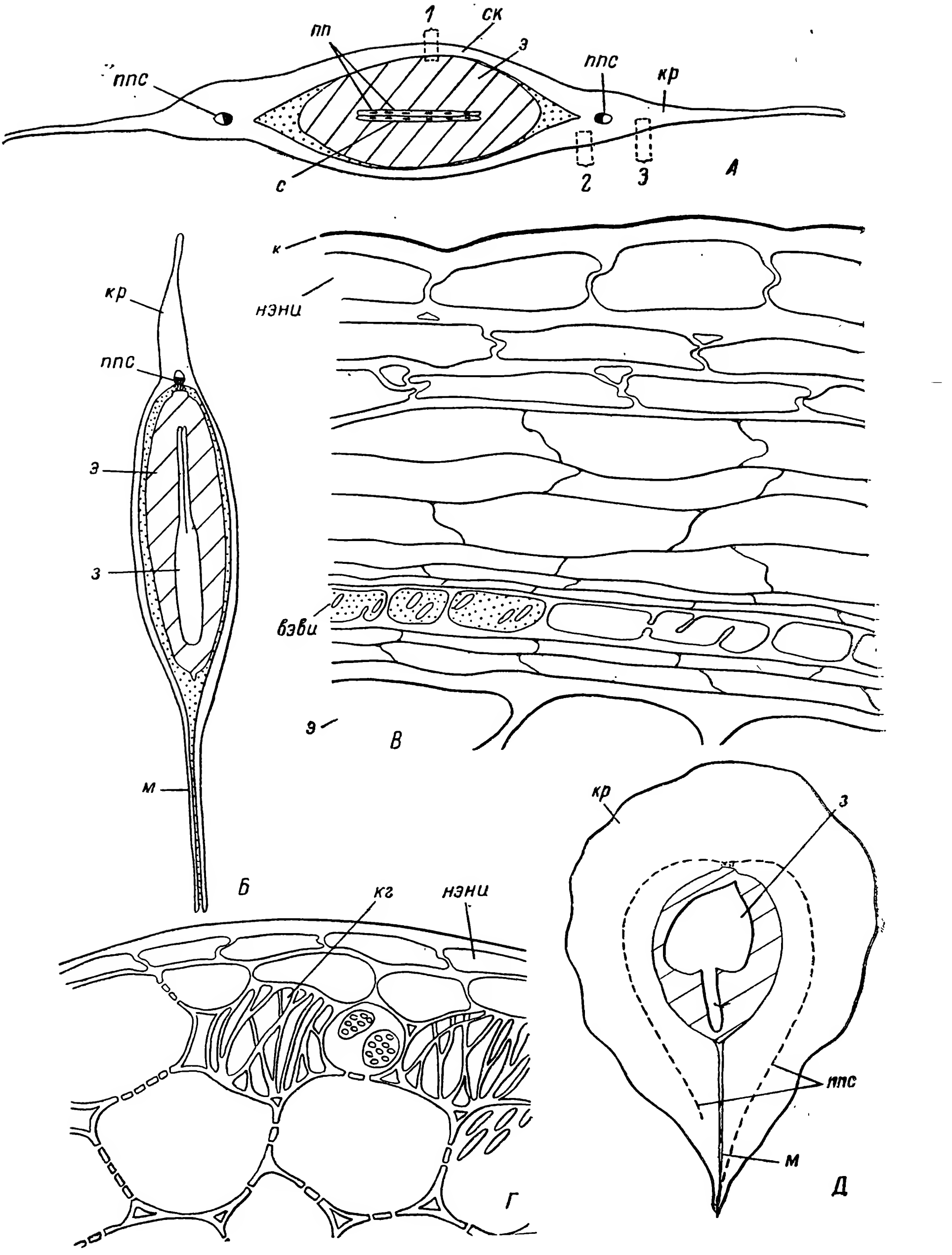


Рис. 2.

А — поперечный срез семени (увел. 14); *Б* — трансмедианно-продольный срез семени (увел. 7.5); *В* — семенная кожура в средней части семени (*1* фрагмент из рис. 2, *А*, увел. 315); *Г* — семенная кожура в области крыла (*3* фрагмент из рис. 2, *А*, увел. 200); *Д* — медианно-продольный срез семени (увел. 5). *вэви* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, *нэни*—наружная эпидерма наружного интегумента, *кг* — клетки-гидроциты, *з* — зародыш, *к* — кутикула, *кр* — крыло, *м* — микропиле, *ппс* — проводящий пучок семени, *пп* — проводящие пучки семядолей, *ск* — семенная кожура, *с* — семядоли, *э* — эндосперм.

клеточных слоев, формой и размерами клеток наружной эпидермы наружного интегумента, отсутствием утолщений в субэпидермальных слоях, формой клеток и отсутствием утолщений у внутренней эпидермы внутреннего интегумента, наличием четко выраженного слоя кутикулы между наружным и внутренним интегументами.

Достаточно хорошо род *Glaucidium* отличается по строению семенной кожуры и по форме семени и от рода *Podophyllum* (Тахтаджян, Меликян, 1972).

Как видно из описания, семена *Glaucidium palmatum* характеризуются своеобразным внешним обликом и внутренним строением. По форме, окраске, Характеристика семени и семенной кожуры представителей родов *Glaucidium*, *Hydrastis*, *Podophyllum* и *Paeonia*

	Признак	*Glaucidium*	*Hydrastis*	*Podophyllum*	*Paeonia*
Семя	Форма	Обратнояйцевидные, плоские	Округло-эллипсоидальные	Округлые, слегка сжатые	Эллипсоидальные, обратнояйцевидные, шаровидные
	Размер	15 мм дл.×10 мм шир.	3—4 мм дл.×2—3 мм шир.	5 (7) мм дл.×3 (4) мм шир.	5—8 (11) мм дл.×4—7 (9) мм шир.
	Цвет	Светлоокрашенные	Черные, блестящие	Светло- или темноокрашенные	Темноокрашенные: матовые или блестящие
	Поверхность	Сетчатая, из правильных более или менее вытянутых клеток	Гладкая	Сетчатая, из продолговато-вытянутых клеток	Ребристая или мелкоточечно-ямчатая
	Крыло	Есть	Нет	Нет	Нет
	Ариллус	Нет	»	Есть	Есть
Микропиле	Соотношение между НИ и ВИ	НИ короче ВИ		НИ длиннее ВИ	
	Строение микропиле	ВИ	Обоими интегументами		
Семенная кожура	Наличие ПП в семенной кожуре	Идет от халазы почти до самого микропиле	Нет	Нет	Иногда дает несколько постхалазальных ответвлений
	Число слоев НИ и ВИ	Общее 9—10 —	7—8 3—4	8—9 2	Общее 19—20 —
	Форма и окраска клеток НЭНИ	Тангенциально-вытянутые с утолщенными наружными и внутренними стенками, содержимое бесцветное или бледно-желтое	Радиально-вытянутые с сильноутолщенными наружными стенками, содержимое темноокрашенное	Радиально-вытянутые с утолщенными наружными стенками, с бледно-желтым содержимым	Радиально-вытянутые с утолщенными наружными стенками, содержимое темноокрашенное
	Форма клеток субэпидермального слоя	Тангенциально-вытянутые со слегка утолщенными стенками	Тангенциально-вытянутые тонкостенные		Радиально-вытянутые с утолщенными стенками
	Форма клеток ВЭВИ	Тангенциально-вытянутые с утолщенными стенками, пронизанными многочисленными порами	Тангенциально-вытянутые, тонкостенные, сжатые	Тангенциально-вытянутые, тонкостенные, сильно сжатые	Сильно сдавлены и облитерированы
Эндосперм	Запасающие вещества	Белки с каплями масла	Белки	Масла	
Зародыш	Размер	4.5—5 мм дл., ≈1/3 длины семени	0.4—0.5 мм дл., не превышает 1/10 длины семени	2.1—2.9 мм дл., ≈2/5 длины семени	1.1—2.7 мм дл., не превышает 1/3 длины семени
	Форма	Лопатчатый, слегка асимметричный	Рудиментарно линейный	Линейный	

Примечание. НИ — наружный интегумент, ВИ — внутренний интегумент, ПП — проводящий пучок, НЭНИ — наружная эпидерма наружного интегумента, ВЭВИ — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента.

размерам, наличию крыла, так же как по анатомическому строению семенной кожуры, род *Glaucidium* занимает обособленное положение в системе и четко отличается как от представителей пор. *Paeoniales*, так и пор. *Ranunculales*, и в частности от представителя монотипного североамериканского сем. *Hydrastidaceae — Hydrastis canadense*, с которым многие авторы продолжают сближать исследуемый нами род.

Благодарим Т. А. Федотову за помощь в приготовлении постоянных препаратов.

ЛИТЕРАТУРА

Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Л.: ОГИЗ—Биомедгиз, Лен. отд., 1936. 456 с. — *Меликян А. П., Аствацатрян Н. З.* Сравнительная анатомия спермодермы представителей рода *Paeonia* L. в связи с их филогенией. — Биол. журн. Армении, 1971, т. 24, № 2, с. 54—60. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Семейство *Glaucidiaceae*. — В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980, т. 5 (1), с. 209. — *Тахтаджян А. Л., Меликян А. П.* Сравнительно-анатомическое изучение семенной оболочки *Leontice*, *Gymnospermum*, *Caulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 10, с. 1271—1278. — *Corner E. J. H.* The seeds of dicotyledons. London, 1976, vol. 1. 311 p.; vol. 2. 552 p. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Dahlgren R.* A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. — Bot. Not., 1975, vol. 128, p. 119—147. — *Dahlgren R.* General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. — Nord. J. Bot., 1983, vol. 3, N 1, p. 119—149. — *Engler A., Gilg E.* Syllabus der Pflanzenfamilien. Ed. 9. Berlin, 1924. 420 S. — *Gray A.* Diagnostic characters of new species phanerogamous plants, collected in Japan by Charles Wright. — Mem. Amer. Acad. Arts and Sci., 1859, vol. 6, p. 379—380. — *Hallier H.* Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. — New Phytol., 1905, vol. 4, N 7, p. 151—162. — *Hallier H.* L'origine et système phylétique des Angiosperms exposés l'aide de leur arbre généalogique. — Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat., 1912, ser. 3, N 1, p. 146—234. — *Himmelbaur W.* Die Berberidaceen und ihre Stellung im System. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., 1913, Bd 89, S. 733—795. — *Janchen B.* Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. — Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., 1949, Bd 108, S. 1—82. — *Kumazawa M.* Morphology and biology of *Glaucidium palmatum* Sieb. et Zucc. with notes on affinities to the allied genera *Hydrastis*, *Podophyllum* and *Diphyllea*. — J. Fac. Sci. Tokyo Univ., 1930, sect. 3, Bot. 2, p. 345—380. — *Kumazawa M.* On the ovular structure in the *Ranunculaceae* and *Berberidaceae*. — J. Jap. Bot., 1938, vol. 14, N 1, p. 10—25. — *Langlet O.* Einige Beobachtungen über die Zytologie der Berberidazeen. — Svensk Bot. Tidskr., 1928, Bd 22, p. 169—184. — *Lotsy J. P.* Vorträge über Botanisches Stammengeschichte. Jena: Gustav Fischer, 1911, Bd 3, t. 1, S. 578—594. — *Martin A. C.* The comparative internal morphology of seeds. — Am. Middl. Natur., 1946, vol. 36, N 3, p. 513—660. — *Miyaji Y.* Über die somatischen Chromosomen einiger Ranunculaceen. — Bot. Mag. Tokyo, 1927, vol. 41, N 483, S. 568—569. — *Prantl K.* Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. — Bot. Jahrb., 1888, Bd 9, S. 225—273. — *Siebold P. F., Zuccarini J. G.* Florae japonicae, familiae naturales. — Abh. Akad. Wiss. München, 1845, Bd 4, S. 2—184. — *Takhtajan A.* Flowering plants. Origin and dispersal. Oliver and Boyd, 1969. 310 p. — *Takhtajan A.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Takhtajan A.* Floristic regions of the world. Univ. Calif. Press, 1986. 522 p. — *Tamura M.* Taxonomical and phylogenetical consideration of the *Ranunculaceae*. — Acta Phytotax. Geobot., 1962, vol. 20, p. 71—81. — *Tamura M.* Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. I. — Sci. Report Osaka Univ., 1963, vol. 11, N 2, p. 115—126. — *Tamura M.* Morphology and phyletic relationship of the *Glaucidiaceae*. — Bot. Mag. Tokyo, 1972, vol. 85, N 997, p. 29—41. — *Thorne R. F.* Proposed new reasignments in the angiosperm. — Nord. J. Bot., 1983, vol. 3, N 1, p. 85—117. — *Tobe H.* Embryological studies in *Glaucidium palmatum* Sieb. et Zucc. with a discussion on the taxonomy of the genus. — Bot. Mag. Tokyo, 1981, vol. 94, N 1035, p. 205—224. — *Tobe H., Keating R. C.* The morphology and anatomy of *Hydrastis* (*Ranunculaceae*): systematic reevalution of the genus. — Bot. Mag. Tokyo, 1985, vol. 98, N 1051, p. 291—316. — *Wettstein R.* Handbuch des systematischen Botanik. Leipzig u. Wien, 1935.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 VI 1986.

УДК 561 : 551.8 : 581.844

Н. И. Блохина

ОПЫТ РЕКОНСТРУКЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ И РЕЛЬЕФА ПРОШЛОГО С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДАННЫХ КСИЛОТОМИИ

N. I. BLOKHINA. AN ATTEMPT OF RECONSTRUCTION OF RELIEF AND PLANT COMMUNITIES OF THE PAST USING XYLOTOMIC DATA

Обсуждается значение данных ксилотомии для решения некоторых общих проблем палеоботаники, в частности реконструкции растительных сообществ и рельефа прошлого на примере третичных древесин бухты Сизиман (Хабаровский край).

Остатки ископаемой древесины пока довольно слабо используются в качестве палеоботанических документов, в частности для реконструкции растительных сообществ и рельефа прошлого. Однако они имеют большое значение для реконструкции растительности, так как в ряде случаев дают более достоверные сведения о лесных доминантах.

Ископаемая флора, как правило, представляет собой лишь часть растительных форм прошлого, поскольку даже то, что было погребено в осадках, не всегда переходит в ископаемое состояние. Следовательно, количественные соотношения форм в местонахождениях ископаемой флоры могут значительно отличаться от действительного соотношения различных видов, обитавших в данной области во время образования осадков. Таким образом, частое и обильное нахождение в ископаемом состоянии остатков какого-либо вида еще не является доказательством его широкого распространения в составе биоценоза прошлого.

Захоронению органических остатков довольно часто предшествует их перенос. Например, обломки древесины и даже целые стволы могут транспортироваться водой на значительные расстояния — на многие десятки, а иногда и сотни километров от места произрастания (Нащокин, 1968), поэтому в местонахождении ископаемой флоры могут оказаться различные по происхождению остатки, наблюдаются и случаи переотложения. Для выяснения возможных путей переноса древесины необходимо учитывать также и расположение древней речной системы.

Однако, когда древесные остатки найдены in situ (захоронены на месте произрастания), о чем в большинстве случаев свидетельствуют сохранность и положение стволов в разрезе, можно с уверенностью говорить о распространении здесь в прошлом лесов. В таких случаях данные о составе древесных остатков вносят существенные дополнения и коррективы в выводы о роли тех или иных древесных пород, полученные на основании спорово-пыльцевого анализа или результатов изучения отпечатков листьев. Так, в ископаемом состоянии пыльца лиственницы встречается сравнительно редко. Это вызвано ее малой летучестью и легкостью разрушения. В то же время смолистая древесина представителей рода *Larix* из-за большого удельного веса и высокой устойчивости к факторам разрушения довольно обильна. Часто в ископаемом состоянии встречается, например, древесина осины и тополя, пыльцу которых находят редко (Нащокин, 1968), хотя в целом древесина покрытосеменных сохраняется довольно плохо по сравнению с древесиной хвойных пород, поэтому существенным отличием состава древесных остатков, как правило, является их бедность двудольными по сравнению с составом пыльцевых комплексов и флор, установленных по отпечаткам листьев. Причина заключается в плохой «сопротивляемости» древесины двудольных факторам разрушения, в то время как смолистая древесина хвойных в этом отношении значительно более устойчива.

Конечно же, при реконструкции растительных сообществ данные по различным органам должны использоваться в комплексе. Однако палеоксилотомические исследования позволяют с большей полнотой восстанавливать состав тафоценозов, а в ряде случаев более достоверно выявляют состав доминирующих деревьев лесных растительных формаций.

Автор изучала третичные древесины из уникального местонахождения — «ископаемого леса» бухты Сизиман, расположенной в 200 км к северу от г. Советская Гавань (Совгаванский р-н, Хабаровский край). В 1 км севернее пос. Сизиман, в береговых обрывах на андезитах залегает с конгломератом в основании туфогенно-осадочная толща позднеолигоценового возраста, содержащая листовые отпечатки и окаменелую древесину; перекрывают ее базальты (Блохина, 1982).

В нижнем флороносном слое встречены побеги и листья хвощей, папоротников, хвойных (*Picea*, *Larix*, *Metasequoia*, *Thuja*) и цветковых (*Alnus*, *Ostrya*, *Betula*, *Castanea*, *Platanus*, *Viburnum*). Доминирует метасеквойя. В спорово-пыльцевом спектре преобладают *Picea*, *Tsuga*, *Pinus*, *Abies*; реже встречаются *Cedrus*, *Larix*, *Sciadopitys*. Из верхнего флороносного слоя определены *Metasequoia*, *Carya*, *Ulmus*, *Platanus*, *Viburnum*, *Rhus*, *Rhamnus*, *Pueraria* и др. (Ахметьев, 1973, устное сообщение).

Древесины (125 экземпляров) происходят из туфогенного песчаника. Пригодными для определения оказались 69 образцов, по которым установлены 11 видов хвойных — представителей семейств *Pinaceae*: *Piceoxylon sikhotaealinense* Blokh., *P. sizimanicum* Blokh., *Piceoxylon* sp. (*Picea* cf. *palaeomaximowiczii* Watari), *Piceoxylon* sp. (cf. *Picea koraiensis* Nakai), *Laricioxylon sizimanicum* Blokh., *L. shilkinae* Blokh., *L. sichotealinense* Blokh., *L. jarmolenkoi* Blokh. sp. nov., *L. gregussii* Blokh. sp. nov., *Pinus* cf. *gerardiana* Wall. и *Taxodiaceae* — *Sequoioxylon sizimanicum* Blokh. sp. nov.

Сизиманский ископаемый лес представляет собой уникальное для Востока СССР захоронение и может быть поставлен в один ряд с таким известным местонахождением, как Йеллоустонский ископаемый лес, не уступая ему как по количеству и разнообразию окаменелых древесин, так и по их сохранности.

В данном местонахождении наблюдаются два типа ксилотафоценозов. Первый — собственно «пнёвый горизонт» — ископаемый лес, вероятно, в прижизненном положении. Интересно, что в виде огромных частей стволов и даже пней с комлями встречаются остатки светлоокрашенной древесины, как твердой, так и сравнительно рыхлой. Некоторые пни достигают 0.5—0.7 м в высоту при диаметре около 0.2—0.3 м. На светлых образцах древесин (даже очень твердых) годичные слои плохо различимы невооруженным глазом.

Второй тафоценоз представлен аллохтонными обломками древесины очень красивого цвета. Коричневые участки их часто имеют раковистый излом и смолистый жирный блеск. У наиболее твердых и интенсивно окрашенных древесин хорошо различимы невооруженным глазом годичные слои, четко выраженные и обычно широкие. И. А. Шилкина (1958) полагает, что темная окраска возникла в результате воздействия на древесину огня или высоких температур еще до ее фоссилизации. Это вполне соответствует нахождению сизиманских древесин в породах вулканического происхождения. Возможно, деревья произрастали вблизи вулканического очага, который и «похоронил» под своим пеплом росший здесь лес. Может быть, этим можно объяснить и редкую встречаемость отпечатков побегов и игл сосновых, хотя древесины их хорошо представлены.

Очевидно, деревья, росшие ниже по склону и в речной долине, менее подверглись ожогу, их окаменелая древесина сохранила светлый цвет. Таким образом, различная сохранность древесины — темной и светлой — может соответствовать вертикальному распределению деревьев в высотных поясах растительности. С этим предположением хорошо согласуется развитие относительно слабо выраженных годичных слоев на образцах светлой древесины из пнёвого горизонта и отчетливо выраженных широких годичных слоев на образцах древесины со следами обугливания. Вероятно, обгоревшие в результате вулканической деятельности остатки таких деревьев были снесены вниз и в виде обломков захоронены среди деревьев нижнего пояса. Сюда же попали и растения склонов, древесины которых подверглись несколько меньшему воздействию высоких температур.

Данное предположение подтверждается также находками древних вулканических построек в районе Сизимана (Ахметьев, Ботылева, 1971).

О поясности сизиманского ископаемого леса можно также в какой-то мере судить и по распространению современных аналогов изученных древесин (см.

Ископаемые древесины Сизимана и их современные аналоги

№ п. п	Название ископаемого вида	Близкий современный вид		
		название	ареал	условия произрастания
1	*Piceoxylon sikhotaealinense* Blokh.	*Picea rubra* Link	Аппалачские горы	Смешанные хвойные леса горно-таежного пояса
2	*Piceoxylon sizimanicum* Blokh.	*P. wilsonii* Mast	Центральная Азия, Западный Китай	Смешанные хвойные леса (2500—3000 м над ур. м.)
		P. jezoensis var. *hondoensis* (Mayr) Rehd.	Япония (горные районы)	Смешанные хвойно-широколиственные листопадные леса и хвойные леса (1300—1600 м над ур. м.)
		P. obovata Ledeb.	Северо-Восток европейской части СССР, Сибирь (кроме Крайнего Севера) — до Охотского моря и среднего течения Амура, Приморье, север Монголии и Маньчжурии	Лесообразующая порода таежной зоны и горно-таежного пояса
3	*Piceoxylon* sp. (cf. *Picea koraiensis* Nakai)	*P. koraiensis* Nakai	Юг Приморья, п-ов Корея, Маньчжурия	Лесообразующая порода умеренной зоны. Долины рек, горные склоны (400—500 м над ур. м.) — смешанный хвойно-широколиственный лес
4	*Piceoxylon* sp. (*Picea* cf. *palaeomaximowiczii* Watari)	*P. likiangensis* Pritzel	Западный Китай (провинция Юньнань)	Горные леса: смешанные хвойно-широколиственные (1200—1800 м над ур. м.)
5	*Laricioxylon shilkinae* Blokh.	*Larix lyallii* Parl.	Скалистые и Каскадные горы	Чистые насаждения и смешанные хвойные леса субальпийского пояса у верхней границы леса (1200—3000 м над ур. м.)
		L. occidentalis Nutt.	Британская Колумбия (Канада), штаты Вашингтон, Монтана, Айдахо (США)	Смешанные хвойные леса, иногда чистые насаждения (600—1200 м над ур. м.)
6	*L. sichotealinense* Blokh.	*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.	Средняя и Восточная Сибирь, север Внутренней Монголии и Северо-Восточного Китая	Чистые монодоминантные леса или с небольшой примесью лиственных пород. От гольцов — до речных долин
		L. sibirica Ledeb.	СССР (от 58° в. д. до Байкала и от тундры до Алтая и Саян), северо-запад Монголии, восток Джунгарии, китайская часть Тянь-Шаня	Чистые насаждения по берегам рек и смешанные хвойные леса в горах
7	*L. jarmolenkoi* Blokh. sp. nov.	*L. kamtschatica* (Rupr.) Carr.	Центральная Камчатка, Сахалин (кроме северной оконечности), Шикотан, Итуруп	Лиственничники, смешанные хвойные леса, чистые древостои (300—400 м над ур. м.)
8	*L. sizimanicum* Blokh.	*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.	(см. п. 6)	(см. п. 6)
		L. laricina (Du Roi) C. Koch	Северная Америка: от Ньюфаундленда до Скалистых гор и от 40° с. ш. до предела распространения древесной растительности на севере Канады	От зоны широколиственных лесов до безлесной тундры

№ п. п	Название ископаемого вида	Близкий современный вид		
		название	ареал	условия произрастания
9	*L. gregussii* Blokh. sp. nov.	*L. leptolepis* (Siebold et Zucc.) Gord.	Хонсю (горные районы)	Смешанные хвойно-широколиственные листопадные леса (500 м над ур. м.), чистые древостои и хвойные леса субальпийского пояса (1500—2900 м над ур. м.)
10	*Pinus* cf. *gerardiana* Wall.	*Pinus gerardiana* Wall.	Индо-Гималайская область	Горные леса: смешанные хвойно-широколиственные и хвойные (1500—3000 м над ур. м.)
11	*Sequoioxylon sizimanicum* Blokh. sp. nov.	*Sequoia sempervirens* Endl.	Тихоокеанское побережье Северной Америки (Береговые хребты)	Влажные хвойные леса типа редвуд (600—900 м над ур. м.)

таблицу). Ареалы и условия произрастания близких современных видов взяты из работ C. Ostenfeld и C. Larsen (1930), В. Л. Комарова (1934), Я. Я. Васильева и В. В. Уханова (1949), В. Н. Васильева (1950), А. Л. Тахтаджяна (1956), Н. В. Дылиса (1961, 1981), Г. Вальтера (1974), Е. Г. Боброва (1978), Е. С. Чавчавадзе и А. А. Яценко-Хмелевского (1978), А. Д. Букштынова с соавторами (1981).

Исходя из приведенных выше данных, можно предположить, что приблизительное распределение растений по поясам на Сизимане в позднем олигоцене было следующим.

В нижнем поясе располагался мезофильный смешанный листопадный лес, произраставший у подножия и в нижних частях склонов, в наиболее влажных и теплых местообитаниях и захороненный, вероятно, в результате массового пеплопада. Среди хвойных в этом лесу, очевидно, доминировала метасеквойя, о чем свидетельствуют наряду с остатками стволов обильные отпечатки побегов и находки шишек. Покрытосеменные представлены в основном ильмом, дзельквой, птерокарией, платаном, каштаном, калиной, березой, ольхой, тополем и другими породами. В нижнем ярусе росли папоротники и хвощи. Из этого пояса скорее всего происходят древесины *Piceoxylon sizimanicum*, *Piceoxylon* sp. (cf. *Picea koraiensis*), *Laricioxylon sizimanicum* и *L. jarmolenkoi*, во всяком случае остатки елей и лиственниц встречаются также и в виде листовых отпечатков, и в спорово-пыльцевых спектрах.

Выше был распространен смешанный хвойно-широколиственный лес более умеренного облика с преобладанием среди хвойных ели и лиственницы. Отсюда, вероятно, происходят *Piceoxylon sikhotaealinense*, *Piceoxylon* sp. (*Picea* cf. *palaeomaximowiczii*), *L. sichotealinense* и *L. gregussii*. Кроме того, возможно, поднимаются из нижнего пояса *Piceoxylon sizimanicum*, *Piceoxylon* sp. (cf. *Picea koraiensis*) и *Laricioxylon sizimanicum*, а также встречается *Sequoioxylon sizimanicum*, более характерный все же для следующего пояса.

Верхний пояс, очевидно, занимал хвойный лес, состоящий в основном из секвой и некоторых сосновых типа влажных секвойевых лесов Калифорнии. Здесь, судя по характеру сохранности, могли произрастать *Sequoioxylon sizimanicum*, *Laricioxylon shilkinae*, *L. gregussii* и *Pinus* cf. *gerardiana*.

Таким образом, в позднем олигоцене Сизимана намечаются три пояса растительности: 1) мезофильный смешанный листопадный лес подножий и нижних частей склонов с метасеквойей; 2) смешанный хвойно-широколиственный лес с преобладанием среди хвойных ели и лиственницы; 3) смешанный хвойный лес из секвой и некоторых сосновых (лиственницы и сосны), сходный с современным хвойным лесом типа редвуда.

Данные о поясности можно использовать для реконструкции рельефа. Здесь возможны два подхода.

1. На основании преимущественной поясной приуроченности современных аналогов. При этом надо оговориться, что она могла меняться и в связи с изме-

нением климатических поясов, и в связи с эволюцией видов. Таким образом, этот подход дает в принципе лишь косвенные указания. Сведения о поясной приуроченности современных аналогов сизиманских деревьев изложены выше.

2. На основании анализа фациальной приуроченности и состава самих тафоценозов, которые в случае выположенного рельефа могут отражать какой-то один пояс растительности. В случае же более контрастного рельефа можно ожидать смешения в тафоценозе элементов растительности разных поясов.

Поясность в местонахождении Сизиман фиксируется довольно отчетливо. Она выражена в различной сохранности и систематическом составе пнёвых и мелких аллохтонных остатков, что, видимо, указывает на горный рельеф.

ЛИТЕРАТУРА

Ахметьев М. А. Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран и их стратиграфическое положение. — Сов. геол., 1973, № 7, с. 14—30. — *Ахметьев М. А., Ботылева Л. П.* Неоген-четвертичные андезито-базальты Восточного Сихотэ-Алиня. — В кн.: Петрология неоген-четвертичных базальтоидов северо-западного сектора Тихоокеанского подвижного пояса: Тр. ВСЕГЕИ, сер. нов., т. 174. М.: Недра, 1971, с. 13—47. — *Блохина Н. И.* Третичные древесины Дальнего Востока — структурный, палеоэкологический и стратиграфический анализ: Автореф. дис. . . . канд. геол. минералог. наук. Владивосток, 1982. 20 с. — *Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с. — *Букштынов А. Д., Грошев Б. И., Крылов Г. В.* Леса. М.: Мысль, 1981. 316 с. — *Вальтер Г.* Растительность земного шара. II. Леса умеренной зоны (эколого-физиологическая характеристика). М.: Прогресс, 1974. 423 с. — *Васильев В. Н.* Дальневосточные ели секции *Omorica* Willkm. — Бот. журн., 1950, т. 35, № 5, с. 498—511. — *Васильев Я. Я., Уханов В. В. Picea* Dietr. — ель. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 122—153. — *Дылис Н. В.* Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока (изменчивость и природное разнообразие). М.: Изд-во АН СССР, 1961. 210 с. — *Дылис Н. В.* Лиственница. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 96 с. — *Комаров В. Л.* Хвойные (*Coniferales*). — В кн.: Флора СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 130—195. — *Нащокин В. Д.* Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений Средней Сибири. М.: Наука, 1968. 175 с. — *Тахтаджян А. Л.* Высшие растения. Т. 1. От псилофитовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с. — *Чавчавадзе Е. С., Яценко-Хмелевский А. А.* Семейство сосновые (*Pinaceae*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 4. М.: Просвещение, 1978, с. 350—374. — *Шилкина И. А.* Ископаемые древесины Годердзского перевала: Тр. БИН АН СССР, сер. 8, вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 127—178. — *Ostenfeld C. H., Larsen C. S.* The species of the genus *Larix* and their geographical distribution. — Det. Kgl. Danske Videnskabernes Selskab., Biologiske Meddelelser, 1930, vol. 9, N 2. 107 p.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 30 V 1983.

УДК 581.144.9 : 581.441 : 581.445 : 582.734.3

Бот. журн., т. 72, № 2

Л. П. Зелинская, Л. И. Лотова

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК ВИДОВ РОДА *MALUS* (*ROSACEAE*)

L. P. ZELINSKAYA, L. I. LOTOVA. THE ANATOMICAL FEATURES OF VEGETATIVE BUDS IN THE SPECIES OF THE GENUS *MALUS* (*ROSACEAE*)

Приведены результаты изучения развития и строения вегетативных почек у 18 видов яблони разного эколого-географического происхождения, интродуцированных в Ботаническом саду Московского государственного университета. Подробно описана анатомия почечных чешуй и выявлены признаки, характеризующие зимостойкие и незимостойкие виды.

В решении проблемы зимостойкости растений основная роль отводится физиолого-биохимическим исследованиям, однако нельзя отрицать и необходимость изучения морфологических особенностей растений. Чем интенсивнее рост побегов в начале лета, чем раньше он прекращается и формируются почки возобновления, тем скорее растения переходят в состояние зимнего покоя и легче переносят морозы (Рубин, 1976). В связи с этим исследования развития и строения зимующих почек, от которых зависит возобновление роста побегов следующей весной, приобретают важное значение.

Целью нашей работы было морфолого-анатомическое изучение вегетативных почек яблони, а также выяснение некоторых особенностей их формирования в условиях умеренного климата Москвы.

Материал и методика

Объектами исследований были пазушные вегетативные почки годичных побегов 18 видов яблони, интродуцированных в Ботаническом саду Московского государственного университета (МГУ). Эти виды имеют разное эколого-географическое происхождение и принадлежат к разным секциям рода *Malus* Mill. (Лангенфельд, 1970): *Docyniopsis* (*Malus sikkimensis* (Wenzig) Koehne); *Sorbomalus* (*M. yunnanensis* (Franch.) C. K. Schneid., *M. kansuensis* (Batal.) C. K. Schneid., *M. fusca* (Rafin.) C. K. Schneid., *M. transitoria* (Batal.) C. K. Schneid., *M. zumi* (Mats.) Rehd., *M. sargentii* Rehd.); *Chloromeles* (*M. glaucescens* Rehd., *M. platycarpa* Rehd.); *Gymnomeles* (*M. mandshurica* (Maxim.) Kom., *M. baccata* (L.) Borkh., *M. kaido* Mak.); *Malus* (*M. pumila* Mill., *M. sylvestris* (L.) Mill., *M. praecox* (Pall.) Borkh., *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem., *M. niedzwetzkyana* Dieck., *M. purpurea* (Barbier) Rehd.).

Исследованные виды яблони привиты (окулировкой глазком в корневую шейку) на сеянцы зимостойких местных сортов *M. domestica* Borkh.

Многолетние наблюдения показали, что наряду с видами, хорошо адаптированными к условиям умеренного климата, имеются виды, у которых зимой ежегодно повреждаются почки возобновления (Вартапетян, Ванина, 1982).

Материал для исследования собирали в 1983 и 1984 гг. с интервалом 1—2 недели. Анализировали почки средних частей побегов из середины кроны дерева без учета экспозиции. Кроме почек, собранных с яблонь из коллекции Ботанического сада МГУ, были изучены также почки, взятые с растений из мест их естественного произрастания (*M. niedzwetzkyana*, *M. sieversii*, *M. mandshurica*). Они были собраны и любезно предоставлены нам для исследования Н. Б. Быковой и В. П. Верхолат.

Анатомические исследования проводили на поперечных и продольных микротомных срезах почек, приготовленных из материала, фиксированного в спирте. Толщина срезов — 20 мкм. Наличие в клетках дубильных веществ определяли с помощью водного раствора хлорного железа. Для выявления одревесневших клеток пользовались спиртовым раствором флороглюцина с последующей обработкой срезов соляной кислотой. Степень одревеснения наружных почечных чешуй, выраженную в процентах, оценивали по отношению длины неодревесневшей части чешуи ко всей ее длине. Измерения проводили винтовым окулярным микрометром МОВ-1-15×, визированным по объективной линейке.

Характер поверхности почечных чешуй изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi S-405A. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4. Цифровой материал обрабатывали методом вариационной статистики (Плохинский, 1978). Повторность измерений по каждому виду — 90-кратная.

Результаты исследования и их обсуждение

Пазушные вегетативные почки однолетних побегов у всех изученных видов яблони формируются в течение одного вегетационного периода, к окончанию которого они достигают разной степени развития. Осенью полностью сформированные почки имеют наружные и внутренние чешуи, катафиллы и зачатки ассимилирующих листьев будущего побега (рис. 1, *А*, *Б*). Число элементов почек у разных видов варьирует.

Для зимующих почек важное значение имеет строение их внешних покровов (Шилова, 1974). У растений с закрытыми почками функцию защиты внутренних частей выполняют видоизмененные листья низовой формации — почечные чешуи. Анатомо-морфологическое изучение видоизмененных листовых органов представляет большой интерес для выяснения путей приспособления организма к условиям существования (Василевская, Шилова, 1960), поэтому форми-

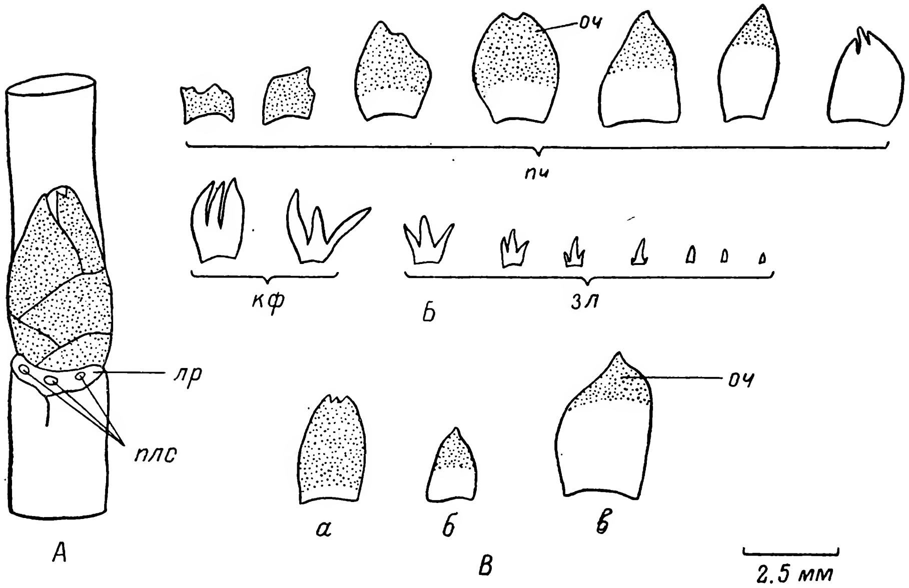


Рис. 1. Структурные элементы вегетативных почек видов рода *Malus*.

А — общий вид почки *M. sikkimensis*; *Б* — серия структурных элементов почки *M. sikkimensis*; *В* — одревесневшие почечные чешуи: *а* — *M. zumi*, *б* — *M. fusca*, *в* — *M. glaucescens*. *зл* — зачатки листьев, *кф* — катафиллы, *лр* — листовой рубец, *оч* — одревесневшая часть чешуи, *плс* — пучки листового следа, *пч* — почечные чешуи.

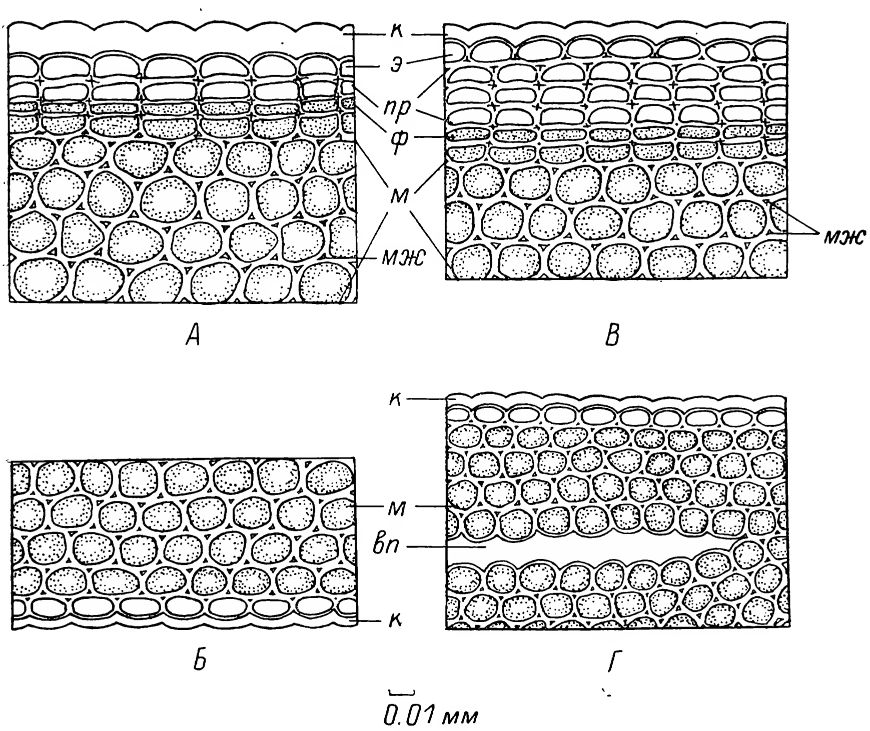


Рис. 2. Анатомическое строение почечных чешуй видов рода *Malus*.

А — абаксиальная и *Б* — адаксиальная стороны наружной чешуи *M. glaucescens*; *В* — абаксиальная сторона наружной чешуи *M. sargentii*; *Г* — воздухоносная полость во внутренней чешуе *M. zumi*. *вп* — воздухоносная полость, *к* — кутикула, *м* — мезофилл, *мж* — межклетники, *пр* — пробка, *ф* — феллоген, *э* — эпидерма.

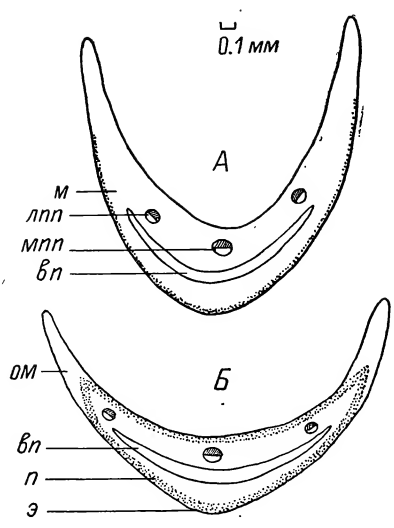


Рис. 3. Схемы строения почечных чешуй на поперечных срезах видов рода *Malus*.

А — *M. glaucescens*, *Б* — *M. zumi*. *лпп* — латеральный проводящий пучок, *мпп* — медианный проводящий пучок, *ом* — одревесневший мезофилл, *п* — перидерма. Остальные обозначения, как на рис. 2.

рованию и строению почечных чешуй в нашем исследовании уделено основное внимание.

Наружные чешуи бурые или коричневые, имеют однослойную эпидерму с хорошо развитой кутикулой на абаксиальной стороне, перидерму, многослойный однородный мезофилл, состоящий из клеток с толстыми, часто одревесневшими оболочками (рис. 2, *А*—*В*). В средней части чешуи проходят 3 коллатеральных проводящих пучка (рис. 3). Наиболее развитый медианный пучок, как и оба латеральных, состоит из первичной ксилемы, представленной кольчатыми и спиральными трахеидами, а также первичной флоэмы с трудно различимыми мелкими ситовидными трубками. Внутренние чешуи светло-зеленые, от наружных они отличаются отсутствием перидермы, неодревесневающими клетками мезофилла и слабым разветвлением проводящей системы.

Эпидерма почечных чешуй состоит из мелких, в плане многоугольных клеток с ровными антиклинальными стенками (см. таблицу на вклейке, *А*, *Б*). Толщина наружных и внутренних стенок клеток незначительно различается. У *M. sikkimensis*, *M. baccata* и *M. zumi* в эпидерме на абаксиальной стороне чешуй встречаются мелкие недоразвитые устьица (см. таблицу, *В*), не имеющие подустьичной полости.

Толщина кутикулы, покрывающей эпидерму, варьирует у разных видов (табл. 1), нередко она превышает высоту клеток. Кутикула на адаксиальной стороне чешуй значительно тоньше, чем на абаксиальной. Даже у *M. baccata*, *M. glaucescens* и *M. kaido* — видов с наиболее хорошо развитой кутикулой — ее толщина не превышает 4—6 мкм. На развитие кутикулы большое влияние оказывают условия окружающей среды. Уменьшение ее толщины у интродуцированных в Москве *M. sieversii* и *M. niedzwetzkyana* по сравнению с теми же видами, растущими в местах их естественного ареала, свидетельствует о некотором уменьшении степени ксероморфизма почек в условиях умеренного климата.

Особенности строения эпидермы определяют рельеф поверхности: брусчатый, часто встречающийся на обеих сторонах наружных, а также на абаксиальной стороне внутренних чешуй с хорошо кутикуляризованной эпидермой (см. таблицу, *А*), и ячеистый — на адаксиальной стороне внутренних чешуй (см. таблицу, *Б*). Не исключено, что ячеистый рельеф возникает вследствие спадения содержимого слабокутикуляризованных клеток под вакуумом в колонне электронного микроскопа. На поверхности кутикулы нередко откладывается воск в виде мелких пластинок или нитей.

К защитным приспособлениям почек можно отнести также их опушение. Простые, одноклеточные, копьевидные волоски довольно обильны на наружной стороне молодых почечных чешуй (см. таблицу, *Г*), по мере развития чешуй они изреживаются, и зимой у некоторых видов (*M. transitoria* и др.) почки оказываются менее опушенными, чем в период их формирования. Обильное опушение зимующих верхушечных и верхних пазушных почек у *M. yunnanensis* и *M. platycarpa* объясняется, по-видимому, незавершенностью процессов дифференциации их почечных чешуй из-за большой продолжительности роста годичных побегов.

По опушенности наружных чешуй изученные виды яблони составляют 3 группы: 1) с густо опушенными зимующими почками (*M. yunnanensis*, *M. niedzwetzkyana*, *M. sieversii*); 2) с голыми почками (*M. baccata*, *M. sylvestris*, *M. sikkimensis*, *M. mandshurica*, *M. purpurea*, *M. fusca*, *M. kaido*, *M. kansuensis*,

ТАБЛИЦА 1

Некоторые количественно-анатомические признаки почечных чешуй у разных видов рода *Malus*

Вид	Толщина кутикулы на абаксиальной стороне, мкм	Число слоев пробки на абаксиальной/адаксиальной сторонах	Степень одревеснения, %
Malus baccata	11.57±0.13	3—4/1—2	80—90
M. mandshurica	10.89±0.17	3—4/1	70—80
M. mandshurica (Владивосток)	10.25±0.14	3—4/1—2	80—100
M. purpurea	11.58±0.12	2—3/1	60—70
M. sieversii	11.78±0.11	2—3/1	50—60
M. sieversii (Ташкент)	14.03±0.14	2—3/1—2	50—70
M. niedzwetzkyana	8.62±0.11	2—3/1	30—40
M. niedzwetzkyana (Ташкент)	16.01±0.16	3—4/1—2	40—50
M. sylvestris	8.91±0.11	1—2/1	30—40
M. pumila	15.11±0.18	3—4/1—2	20—30
M. praecox	12.44±0.12	2—3/1	30—35
M. fusca	8.58±0.10	1—2/1—2	40—50
M. platycarpa	9.98±0.11	1—2/0	30—35
M. glaucescens	13.81±0.07	1/0	20—30
M. yunnanensis	9.12±0.12	2—3/1—2	50—60
M. kansuensis	7.58±0.12	2—4/2—4	70—80
M. sikkimensis	13.02±0.21	3—4/3—4	60—70
M. kaido	9.86±0.21	3—4/1—2	60—70
M. transitoria	11.07±0.14	3—4/2—3	60—80
M. sargentii	7.33±0.11	2—4/2—3	70—80
M. zumi	9.61±0.10	3—5/2—3	80—90

M. glaucescens, *M. zumi*); 3) промежуточная между ними (*M. pumila*, *M. platycarpa*, *M. praecox*, *M. sargentii*, *M. transitoria*). Различия между видами по этому признаку могут быть обусловлены особенностями их экологической дифференциации в процессе эволюции.

Наличие опушения на внутренних чешуях, катафиллах, реже — зачатках листьев у всех без исключения видов яблони свидетельствует, по-видимому, об их большой генетической близости.

Летом в наружных чешуях закладывается феллоген и развивается перидерма, усиливающая защитную роль почечных покровов. Сроки заложения феллогена и число слоев образованной им пробки варьируют у разных видов (табл. 1, 2). Поздним заложением феллогена и очень слабой его активностью характеризуется *M. glaucescens*. У видов с непродолжительным ростом годичных побегов (*M. baccata*, *M. sylvestris*, *M. pumila*, *M. kaido*, *M. sikkimensis*, *M. mandshurica* и др.) феллоген закладывается после, а у видов с продолжительным ростом (*M. fusca*, *M. yunnanensis*, *M. purpurea* и др.) — до окончания их роста (табл. 2).

К началу августа у большинства исследованных видов развита пробка, наиболее мощная у зимостойких видов (*M. baccata*, *M. kaido*, *M. sikkimensis*, *M. transitoria*, *M. zumi*).

У всех видов феллоген на абаксиальной стороне чешуй закладывается раньше и работает активнее, чем на адаксиальной. У *M. platycarpa* и *M. glaucescens* на адаксиальной стороне чешуй пробка не образуется (рис. 3, *А*).

В отличие от стебля яблони, в котором феллоген закладывается в эпидерме, в почечных чешуях он может закладываться и в эпидерме, и в субэпидермальном слое (рис. 2, *А*, *В*). Субэпидермальное заложение феллогена мы отмечали в тех случаях, когда в клетках эпидермы интенсивно накапливались дубильные вещества, которые относят к ингибиторам митотических процессов (Барабой, 1984). Эпидерма сохраняется на поверхности чешуй в течение всей их жизни.

С увеличением количества фенольных соединений, в том числе дубильных веществ, в тканях растений связывают их подготовку к зимнему покою и действию неблагоприятных факторов среды (Брянцева и др., 1981; Барабой, 1984). Лигнин, представляющий собой один из продуктов превращений фенольных

ТАБЛИЦА 2

Продолжительность роста побегов и даты заложения феллогена у разных видов рода *Malus*

Географическое происхождение, вид	1983 г.			1984 г.		
	начало роста побегов	окончание роста побегов	дата заложения феллогена	начало роста побегов	окончание роста побегов	дата заложения феллогена
Сибирь и Дальний Восток						
M. baccata	28 III	12 VI	8 VII	8 IV	20 VI	12 VII
M. mandshurica	31 III	20 VI	28 VI	10 IV	26 VI	6 VII
Европа						
M. sylvestris	1 IV	12 VI	30 VI	14 IV	15 VI	2 VII
M. praecox	4 IV	30 VI	5 VII	16 IV	22 VI	8 VII
M. pumila	3 IV	10 VI	25 VI	15 IV	15 VI	28 VI
Восточная Азия						
M. kaido	1 IV	12 VI	28 VI	15 IV	15 VII	5 VII
M. sikkimensis	3 IV	15 VI	20 VI	15 IV	22 VI	26 VI
M. kansuensis	4 IV	14 VII	20 VI	15 IV	15 VIII	25 VI
M. transitoria	4 IV	25 VI	28 VI	15 IV	7 VII	1 VII
M. zumi	1 IV	5 VII	15 VI	15 IV	6 VII	12 VI
M. sargentii	—	30 VI	25 VI	15 IV	15 VII	28 VI
M. yunnanensis	19 IV	15 X	5 VII	20 IV	15 X	25 VI
Средняя Азия						
M. sieversii	4 IV	25 VII	25 VI	16 IV	21 VII	28 VI
M. niedzwetzkyana	4 IV	14 VII	20 VI	15 IV	7 VII	25 VI
M. purpurea	6 IV	15 X	25 VII	16 IV	15 X	1 VIII
Америка						
M. fusca	5 IV	15 X	25 VII	15 IV	15 X	1 VIII
M. glaucescens	3 IV	1 VII	20 VII	15 IV	7 VII	28 VII
M. platycarpa	3 IV	15 X	10 VII	15 IV	15 X	16 VII

соединений в растительных клетках (Сарапуу, Витте, 1970), вызывает одревеснение оболочек клеток мезофилла наружных почечных чешуй.

Степень одревеснения чешуй варьирует у разных видов (см. рис. 1, *В*) и зависит от условий произрастания. Так, почки московских экземпляров *M. mandshurica*, *M. niedzwetzkyana*, *M. sieversii* по степени одревеснения чешуй уступают почкам, собранным с деревьев из естественного ареала этих видов (см. табл. 1).

Накопление дубильных веществ и лигнификация оболочек клеток мезофилла начинаются в верхней части чешуи и распространяются базипетально, достигая у некоторых видов (*M. baccata*, *M. zumi*) ее основания. Одревесневшие чешуи становятся плотными, кожистыми. Почечные чешуи зимостойких видов одревесневают сильнее, чем незимостойких, и характеризуются высоким содержанием в них дубильных веществ.

Развитие на чешуях мощной кутикулы, отсутствие в их эпидерме устьиц и формирование перидермы затрудняют дыхание внутренних живых тканей почки. Возможность газообмена достигается развитием в мезофилле почечных чешуй системы межклетников.

Поздней осенью с наступлением отрицательных температур в почечных чешуях снаружи от проводящих пучков образуется крупная полость (рис. 2, *Г*; 3). При этом слои клеток мезофилла сжимаются в направлении, перпендикулярном продольной оси почки, и впоследствии расходятся. Образование полостей нередко происходит в местах скопления клеток, содержащих друзы или одиночные кристаллы щавелевокислого кальция, которые появляются в клетках наружных слоев мезофилла уже на самых ранних этапах развития почечных чешуй. По мере роста кристаллов оболочки клеток утончаются, а последующая их облитерация способствует увеличению размеров полости. Такие же полости возникают в почечных чешуях смородины, клена, ивы, сирени и других растений (Ефимова, 1959).

Возникающие в чешуях полости представляют собой не только резервуар воздуха, необходимого для дыхания живых тканей почки зимой (Иванов, 1939). По-видимому, воздух играет также роль теплоизолирующей прослойки (Ефимова, 1959). Отток воды из живых клеток в межклетники и полости, начинающийся в первую и продолжающийся во вторую фазы закаливания, при отрицательных температурах воздуха предотвращает внутриклеточное образование льда, которое может привести к гибели протопластов (Туманов, 1979).

Заключение

Проведенные исследования показали, что виды рода *Malus* разного эколого-географического происхождения в условиях интродукции характеризуются разной продолжительностью внутрипочечных формообразовательных процессов. К анатомическим признакам покровных чешуй, имеющим важное значение для развития зимостойкости яблонь, относятся мощность развития кутикулы, перидермы, образование межклетников и полостей, одревеснение оболочек клеток мезофилла.

Зимостойкие сибирский *M. baccata* и дальневосточный *M. mandshurica* виды, происходящие из мест с большой напряженностью факторов внешней среды, хорошо адаптированы к московскому климату и характеризуются ранним и полным завершением внутрипочечных формообразовательных процессов, обеспечивающим высокий уровень развития анатомической структуры покровных элементов почек.

Виды восточно-азиатской группы сильно различаются по степени адаптации к умеренному климату (Вартапетян, Ванина, 1982). Наиболее зимостойкие *M. transitoria*, *M. sikkimensis*, *M. kaido*, происходящие из высокогорных районов Китая (3000—4000 м над ур. м.) (Васильченко, 1963), имеют хорошо вызревающие зимующие почки. Мезофильный китайский вид *M. yunnanensis* (Лангенфельд, 1970) характеризуется обычно двумя циклами роста годичных побегов. Почки на элементарных побегах второго цикла роста, не успевающие завершить к зиме органообразовательные процессы и дифференциацию анатомической структуры почечных чешуй, ежегодно повреждаются зимой.

По этим же причинам часто повреждаются верхние пазушные почки длительно растущих годичных побегов у среднеазиатского вида *M. purpurea*, а также у американских видов *M. platycarpa* и *M. fusca*. Их невызревшие почки, как правило, имеют слабоодревесневшие наружные чешуи с невысоким содержанием дубильных веществ и слаборазвитой перидермой.

Почки американского вида *M. glaucescens*, среднеазиатских видов *M. niedzwetzkyana*, *M. sieversii* и европейских видов *M. sylvestris* и *M. pumila*, обладающие невысоким уровнем анатомической дифференциации покровных элементов, повреждаются в суровые зимы.

ЛИТЕРАТУРА

Барабой В. А. Растительные фенолы и здоровье человека. М.: Наука, 1984. 160 с. — *Брянцева З. Н.*, *Киселев В. Е.*, *Валуцкая А. Г.* Влияние регуляторов роста на пигментный комплекс и фенольные соединения в аспекте повышения устойчивости растений к заморозку. — В кн.: Физиолого-биохимические механизмы повреждения и устойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1981, с. 31—40. — *Вартапетян В. В.*, *Ванина Л. С.* Оценка зимостойкости интродуцированных диких видов и форм яблони. — В кн.: Зимостойкость плодовых, ягодных культур и их восстановление в связи с повреждением морозами. Мичуринск, 1982, с. 92—96. — *Василевская В. К.*, *Шилова Н. В.* Особенности строения листовых органов *Pyrolaceae* Lindl. и их значение для побегообразования. — Вестн. ЛГУ, 1960, сер. биол., № 3, с. 5—13. — *Васильченко И. П.* Новые для культуры виды яблонь. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 152 с. — *Ефимова М. А.* Морфолого-анатомические особенности строения почек древесных и кустарниковых пород и приспособление их к перенесению зимних условий — Учен. зап. Лен. пед. ин-та, 1959, т. 178, с. 99—110. — *Иванов Л. А.* Анатомия растений / Изд. 3-е. Л.: Гослестехиздат, 1939. 264 с. — *Лангенфельд В. Т.* Схема классификации рода *Malus* Mill. — Учен. зап. Латв. гос. ун-та, 1970, вып. 127, с. 111—138. — *Плохинский Н. А.* Математические методы в биологии. М.: МГУ, 1978. 265 с. — *Рубин Б. А.* Курс физиологии растений. М.: Высш. школа, 1976. 576 с. — *Сарапуу Л.*, *Витте Э.* О метаболизме коричных кислот в яблоне. — Учен. зап. Тартус. ун-та, 1970, вып. 256, с. 40—47.— *Туманов И. И.* Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979, 352 с. — *Шилова Н. В.* Строение зимующих вегетативных почек некоторых видов *Crataegus* L. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 2, с. 206—220.

Московский государственный университет. Получено 15 VII 1985.

УДК 581.9 : 502.7 (471.11) Бот. журн., т. 72, № 2

В. Г. Сергиенко

ФЛОРА СЕВЕРНОГО «ЛЕСНОГО ОСТРОВА» НА ПОЛУОСТРОВЕ КАНИН

V. G. SERGIENKO. THE FLORA OF THE NORTH «SYLVAN ISLAND» OF THE KANIN PENINSULA

Приведен список сосудистых растений самого северного «лесного острова», расположенного в полосе кустарниковых тундр в средней части п-ова Канин (145 видов и подвидов). Даны систематическая, ботанико-географическая характеристика флоры и соображения об ее истории развития. Ставится вопрос об объявлении «лесного острова» заповедным с рекомендацией включения его в состав охраняемых ботанических объектов Крайнего Севера.

На среднем Канине, расположенном в полосе крупноерниковых (кустарниковых) тундр подзоны южных тундр («Растительность европейской части СССР», 1980), вблизи берега полуострова широко представлены отложения песчаных морских наносов в виде валов — песчаных дюн. Микрорельеф, микроклимат и почвы дюн и песчаных сопок создают своеобразные условия для формирования травяного и травяно-кустарничкового покрова, а также благоприятствуют существованию древесной растительности, находящейся здесь в отрыве от своего ареала.

Самый северный «лесной остров» на Канине удален на 10 км от моря и расположен на западном побережье полуострова в районе мыса Конушин на севере Шомоховских сопок. Эти сопки занимают значительные площади в данном районе и представляют собой группу песчаных валов и всхолмлений высотой до 20—30 м над ур. м., находящихся в разной стадии задернения. Максимальные отметки достигают 70 м над ур. м. Всхолмления подстилаются древними моренными отложениями — валунами, супесью и суглинком. Протяженность лесного массива равна 1.5—2 км.

Впервые скудные литературные сведения о древесной растительности на Канине приводятся в работах русских путешественников XIX в. — К. И. Гревингка (1849, 1891) и А. Г. Шренка (1855), которые сообщают, что на полуострове проходит северная граница распространения ели. В 1899 г. «лесной остров» на Шомоховских сопках был впервые изучен Р. Поле (Pohle, 1902, 1903). Он отметил, что при перемещении с юга на север полуострова на мысе Конушин встречаются последние остатки растительности из кустарниковой формы ели, которая находится среди зарослей ивняков. На обрывистом берегу моря в районе мыса в 3-метровой толще торфа он нашел также хорошо сохранившиеся березовые пни и целые стволы ели.

В 1913 г. С. Г. Григорьев (1929) побывал на Куреневых сопках (восточная группа Шомоховских сопок), где на склонах он встретил криволесье из березы извилистой и ели с распластанными по земле ветвями, а также березовые пни диаметром до 15 см. Остатки деревьев он обнаружил и в нижнем слое торфа на р. Голубнице. С целью геоботанического обследования тундровых оленьих пастбищ в 1928 г. (Андреев, 1931) и в 1978 г.[1] В. Н. Андреев посещает самый северный на Канине «лесной остров» на мысе Конушин. Он отмечает, что здесь высокий глинистый берег покрыт 2-метровым слоем торфа, в среднем горизонте которого присутствует огромное число березовых пней и стволов диаметром до 40 см, а на «отрогах» Шомоховских сопок растет ель стланиковой формы и находится березовое криволесье (Андреев, 1931). Здесь 7 IX 1928 он загербаризировал ель с хорошо сформированными шишками. Этот лист за № 1643 находится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Другой гербарный лист хранится там же и собран 13 IX 1945 В. М. Матвеевым, который побывал в этом районе для изучения распределения растительных формаций в составе экспедиции Ботанического института АН СССР (Темноев, 1956).

---

[1] Устное сообщение В. Н. Андреева.

Несмотря на упоминание о присутствии в районе мыса Конушин еловых и елово-березовых формаций, ни один из авторов не приводит списка растений этого самого северного на Канине «лесного острова». В результате исследований в 1973 г. на мысе Конушин на севере Шомоховских сопок мы собрали около 200 гербарных листов, послуживших основой для составления списка флоры этой территории. Всего в районе «лесного острова» собрано 145 видов и подвидов высших сосудистых растений; из них высших споровых — 11, голосеменных — 2, покрытосеменных однодольных — 32, двудольных — 100. Во флоре насчитывается 34 семейства и 100 родов. Пропорции флоры 1 : 2.9 : 4.3.

В отличие от самых северных в мире лиственничных массивов из *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. «Ары-Маса» в среднем течении р. Новой и редколесий по р. Лукунской (приток р. Хатанги), расположенных в подзоне южных гипоарктических тундр на Таймыре (Тюлина, 1937; Кнорре и др., 1971; Крючков, 1972; Варгина, 1978; Соколова, 1984), изученный «лесной остров» на Канине лежит на 5° южнее. По отношению к одному из выдвинутых к северу участков леса из *Picea obovata* Ledeb. в среднем течении р. Море-Ю в Большеземельской тундре «остров» на Шомоховских сопках находится на 20′ южнее (Толмачев, Токаревских, 1968). Описываемый участок леса на Канине по географическому положению, по сложению растительных группировок и составу флоры близок к североевропейскому массиву «Море-Ю», расположенному в северной части полосы кустарниковых тундр (Толмачев, Токаревских, 1968; Ребристая, 1977).

Ниже приводим список сосудистых растений самого северного «лесного острова» на Канине. Названия видов согласованы со сводкой С. К. Черепанова (1981).

Растительный покров исследованного «лесного острова» на Канине характерен для полосы крупноерниковых тундр Европейского Севера. На сухих склонах сопок с суглинистой хорошо дренированной, быстро оттаивающей и легко прогреваемой почвой растет криволесье из *Picea obovata* и *Betula tortuosa*. Редко стоящие стволы ели высотой до 2 м сильно искривлены, а нижние ветви распластаны по земле; отдельные экземпляры даже не приподнимаются над березой и образуют кустарниковую или стланиковую формы. Ранее было отмечено, что в крайних условиях существования на северном пределе распространения в тундре хвойные нередко слагают редколесные сообщества и принимают стланиковую форму (Толмачев, Токаревских, 1968; Крючков, 1972; Варгина, 1978). У некоторых деревьев «острова» формируются шишки, и по наличию 5—10-летнего подроста можно утверждать, что семена их всхожи.

Наряду с лесообразователями (елью и березой) в районе «лесного острова» отмечены лесные, опушечные, тундровые и лесотундровые виды кустарников — *Sorbus gorodkovii*, *Lonicera pallasii*, *Juniperus sibirica*, *Salix glauca*. Травяно-кустарничковый покров слагают травянистые многолетники (*Gymnocarpium dryopteris*, *Equisetum sylvaticum*, *Poa pratensis*, *Alopecurus arundinaceus*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Huperzia selago*, *Lycopodium lagopus*, *Linnaea borealis*, *Pyrola rotundifolia*, *Trientalis europaea*) и кустарнички (*Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*). Эти виды являются характерными спутниками лесотундровых редколесий и заходят в полосу кустарниковой тундры далеко на север; многие из них своим происхождением связаны с таежными лесами.

В районе «лесного острова» на склонах моренных холмов распространены злаково-разнотравные и лишайниково-моховые фитоценозы с проективным покрытием до 90 %. На участках луговин, лишенных древесно-кустарниковой растительности, встречаются *Alopecurus pratensis*, *Poa pratensis*, *P. alpina*,

Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.
Equisetum arvense L.
E. fluviatile L.
E. palustre L.
E. pratense L.
E. sylvaticum L.
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub
D. complanatum (L.) Holub
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.
Lycopodium dubium Zoega
L. lagopus (Laest.) Zinserl. ex Kuzen. (*L. clavatum* L. subsp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Selander)
Picea obovata Ledeb.
Juniperus sibirica Burgsd.
Alopecurus arundinaceus Poir.
A. pratensis L.
Anthoxanthum alpinum A. et D. Löve
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.
Festuca ovina L.
F. rubra L.
Hierochloë odorata (L.) Beauv.
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur
Leymus arenarius (L.) Hochst.
Phleum alpinum L.
Poa alpina L.
P. arctica R. Br.
P. pratensis L.
Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr.
Carex capillaris L.
C. cespitosa L.
C. chordorrhiza Ehrh.
C. cinerea Poll.
C. rariflora (Wahlenb.) Smith
C. rotundata Wahlenb.
C. rostrata Stokes
Eriophorum polystachion L.
E. russeolum Fries
E. vaginatum L.
Juncus arcticus Willd.
Luzula arcuata (Wahlenb.) Sw.
L. frigida (Buchenau) Sam.
L. wahlenbergii Rupr.
Allium schoenoprasum L.
Veratrum lobelianum Bernh. (*V. album* L. subsp. *virescens* Gaudin)
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.
Salix glauca L.
S. lanata L.
S. lapponum L.
S. phylicifolia L.
Betula nana L.
B. tortuosa Ledeb.
B. nana×*B. tortuosa*
Polygonum bistorta L.
P. viviparum L.
Rumex acetosella L.
R. haematinus Kihlm.
R. lapponicus (Hiit.) Czernov
R. longifolius DC.
Cerastium arvense L.
C. holosteoides Fries
Dianthus superbus L.
Sagina nodosa (L.) Fenzl
Silene tatarica (L.) Pers.
Stellaria palustris Retz.
S. graminea L.
Aconitum septentrionale Koelle
Caltha palustris L.
Delphinium elatum L.
Ranunculus acris L.
R. borealis Trautv.
Thalictrum kemense (Fries) Koch
Trollius europaeus L.
Arabis alpina L.
Cardamine pratensis L.
Cochlearia arctica DC.
Draba incana L.
Erysimum hieracifolium L.
Parnassia obtusiflora Rupr.
Alchemilla glomerulans Bus.
Geum rivale L.
Potentilla anserina L.
Rubus arcticus L.
R. chamaemorus L.
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.
Sorbus gorodkovii Pojark. (*S. aucuparia* L. subsp. *glabrata* (Wimm. et Grab.) Hayek)
Vicia sepium L.
Geranium sylvaticum L.
Empetrum nigrum L.
Viola biflora L.
V. epipsila Ledeb.
Chamerion angustifolium (L.) Holub
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem.
E. palustre L.
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.
Angelica sylvestris L.
Cenolophium denudatum (Hornem.) Tutin
Heracleum sibiricum L.
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn.
Orthilia secunda (L.) House
Pyrola rotundifolia L.
Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinogr.
Arctous alpina (L.) Niedenzu
Calluna vulgaris (L.) Hull
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.
Oxycoccus palustris Pers.
Vaccinium minus (Lodd.) Worosch.
V. myrtillus L.
V. uliginosum L.
V. vitis-idaea L.
Diapensia lapponica L.
Trientalis europaea L.
Menyanthes trifoliata L.
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.
Myosotis palustris (L.) L.
Bartsia alpina L.
Euphrasia sp.
Melampyrum sylvaticum L.
Pedicularis lapponica L.
P. palustris L.
P. sceptrum-carolinum L.
P. verticillata L.
Veronica serpyllifolia L.
V. longifolia L.
Galium uliginosum L.
Linnaea borealis L.
Lonicera pallasii Ledeb.
Valeriana capitata Pall. ex Link
Campanula groenlandica Berlin
Antennaria dioica (L.) Gaertn.
Achillea millefolium L.
Cirsium heterophyllum (L.) Hill
Crepis paludosa (L.) Moench
Erigeron acris L.
Hieracium alpinum L.
H. murorum L.
Lactuca sibirica (L.) Maxim.
Ligularia sibirica (L.) Cass.
Petasites frigidus (L.) Cass. (*Nardosmia frigida* (L.) Hook.)
Saussurea alpina (L.) DC.

Senecio integrifolius Clairv.
Solidago virgaurea L.
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.
T. vulgare L.
Taraxacum lapponicum Kihlm. ex Hand.-Mazz.

Phleum alpinum, *Dianthus superbus*, *Veronica longifolia*, *Polygonum viviparum*, *Allium schoenoprasum*, *Solidago virgaurea*, *Hieracium alpinum*, *Trollius europaeus*, *Campanula groenlandica*. Небольшие по площади участки на вершинах плоских сопок заняты фрагментами пятнистых тундр. Здесь кустарничково-травяные ценозы (с проективным покрытием 60—70 %) чередуются с плешинами, лишенными растительности. Из кустарничков часто встречаются *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium minus*, *Empetrum nigrum*.

Между песчаными сопками и на понижениях широко представлены ивняки из *Salix lanata*, *S. phylicifolia*, а на торфяниках — бугристые болота с развитыми на буграх кустарниками из *Betula nana*, *Salix lapponum* и осоково-кустарничковыми ассоциациями по склонам и у оснований бугров (*Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Eriophorum russeolum*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Calluna vulgaris*).

На побережье, лишенном древесной растительности, в районе мыса Конушин на низменной приморской террасе расположены травяно-осоковые засоленные луга, характерные для побережий Белого и Баренцева морей. Здесь мы отметили 13 таксонов, не вошедших в основной список сосудистых растений «лесного острова» на Шомоховских сопках: *Triglochin maritimum* L., *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein. subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve, *C. glareosa* Wahlenb., *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem., *Juncus gerardii* Loisel. subsp. *atrofuscus* (Rupr.) Tolm., *Stellaria humifusa* Rottb., *Honckenya peploides* (L.) Ehrh. subsp. *diffusa* (Hornem.) Hult., *Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed., *Hippuris tetraphylla* L., *Primula finmarchica* Jacq., *Plantago maritima* L., *Tripolium vulgare* Nees.

Флора изученного «лесного острова» на Канине не является конкретной флорой в смысле А. И. Толмачева (1986) как по площади, так и по видовому богатству. В ней зарегистрировано около 60—70 % всех видов, характерных для южногипоарктических конкретных флор, расположенных в полосе кустарниковых тундр Европейского Севера (Ребристая, 1977; Сергиенко, 1979, 1986; Соколова, 1984).

По расположению ряда ведущих семейств спектр флоры исследованного «острова» не отличается от спектра региональных флор. Первые три места занимают семейства *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*; семейства *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae*, *Scrophulariaceae* — 4—7 места, и они обогащены бореальными видами, что придает флоре бореальный характер.

Биоморфологическая структура флоры изученного массива также отражает черты южногипоарктических флор. Основу составляют травянистые поликарпики (86.9 %), приспособленные к условиям лесотундры и тундры. Кустарники (6.9 %) и кустарнички (6.2 %) играют заметную роль в сложении кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов «лесного острова» и являются характерными компонентами кустарниковых тундр и безлесных тундровых пространств.

Географическая структура флоры изученного района отражает специфику флоры и типична для южных гипоарктических флор Европейского Севера. Анализ флористического списка показывает, что виды флоры принадлежат к 4 широтным и 4 долготным географическим группам. По соотношению широтных географических групп во флоре преобладают бореальные виды — 89 (61.3 %), гипоарктических[2] видов здесь 31 (21.5 %), а остальных — 25 видов (17.2 %) арктической фракции (арктические и аркто-альпийские).

Сравнение «удельного веса» видов бореальной и арктической фракций показывает, что флора «лесного острова» на Шомоховских сопках близка к флоре Лек-Воркуты в Большеземельской тундре (Ребристая, 1977) и к флоре Голубницы на Канине (Сергиенко, 1979) и соответствует южному варианту южных гипоарктических флор.

---

[2] Исходя из зональных позиций на севере гипоарктоальпийские виды включены в группу гипоарктических.

Среди группы бореальных видов доминируют циркумбореальные и евразиатские, включая евросибирские (79 видов); европейских и амфиатлантических — 10 видов. Гипоарктические виды распределены следующим образом: циркумполярных или почти циркумполярных с дизъюнктивным ареалом — 19, евразиатских — 5, европейских — 5, амфиатлантических — 2. В группе арктоальпийских видов — 18; из них 8 — циркумполярных, 6 — европейских, 2 — евразиатских, 2 — амфиатлантических. Из арктических видов 6 относятся к циркумполярным или почти циркумполярным, а 1 — европейский.

Наиболее важными группами видов для исследованного района являются западные по своему происхождению для территории Канина виды (европейские и амфиатлантические), а также восточные (восточноевропейско-азиатские и евразиатско-западноамериканские). Анализ ареалов этих видов позволяет понять географические связи разных флористических комплексов, пути проникновения этих видов на данную территорию и историю развития флоры изученного региона.

Формирование флоры «лесного острова» на Шомоховских сопках, как и флоры всего Канина, можно считать аллохтонным. В начале раннего голоцена, характеризовавшегося глубокой регрессией моря, на территории среднего Канина, поднявшейся над морем, начинают образовываться растительные группировки из мигрирующих видов.

Можно предположить, что миграция видов в район «лесного острова» происходила несколькими миграционными волнами в две стадии. Первая стадия — заселение мигрирующими видами с северного Канина, существовавшего в виде острова и соединившегося с материком через Чиже-Чешское понижение, и видами, пришедшими сюда с юга из бассейна Мезени. Впрочем у нас нет уверенности в том, что на северном Канине в районе хр. Паэ не могла сохраниться межледниковая флора Микулинского межледниковья. Хр. Паэ разделял два краевых языка разных по происхождению ледниковых щитов — Скандинавского и Новоземельского, которые могли обогнуть эту возвышенность, не уничтожив при этом флоры (Нейштадт, 1957; «Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет», 1982).

Возможно, что в конце раннего голоцена (около 8 тыс. лет назад) продолжалось заселение территории среднего Канина и района «лесного острова» видами арктической фракции, которые начинают проникать сюда с востока из Сибири через Урал и Тиманский Кряж (восточно-евросибирские и евразиатско-западноамериканские), а позднее — также и с запада и юго-запада по побережью Белого моря с Кольского п-ова (как бореальные, так и арктические западно-европейские и амфиатлантические виды), где к этому времени флора арктического типа уже завоевала свои позиции. Вторая стадия началась в среднем голоцене в конце бореального—начале атлантического периодов (6—7 тыс. лет назад) заселением бореальными видами с юга, юго-востока и юго-запада (европейские, евразиатские, бореально-неморальные и подтаежные виды).

Более интенсивная экспансия бореальных видов на Канин происходила в атлантический период в так называемую фазу термического максимума голоцена, когда началось интенсивное продвижение лесных и кустарниковых формаций на север в тундровые районы. Можно предположить, что 4—5 тыс. лет назад лес достигал хр. Паэ, где на выходах горных пород в это время господствовала тундровая растительность с видами арктической фракции. Наши исследования, а также находки остатков деревьев в слоях торфа на территории южного и среднего Канина (Pohle, 1902; Григорьев, 1929; Андреев, 1931; Карлов, 1961) подтверждают вывод о том, что весь низменный средний Канин был занят лесом. В период «термического оптимума» голоцена лесная растительность на Европейском Севере была распространена гораздо севернее ее современной границы (Тихомиров, 1941, 1953; Андреев, 1954, 1984; Нейштадт, 1957; Толмачев, 1986).

Таким образом, в результате экспансии с юга на север Канина произошло обогащение флоры полуострова бореальными видами, которые в настоящее время имеют здесь свои северные границы. Затем при похолодании в позднем голоцене в субатлантический период (3 тыс. лет назад) граница ели в результате вымирания ели сместилась к югу до современного ее положения. На месте лесных формаций развились кустарниковая тундра и болота; отдельные «островки» леса остались в качестве реликтов, как, например, на Шомоховских сопках. Растения, существовавшие под пологом леса (лесные, луговые и лесолуговые), после его деградации смогли приспособиться к новым условиям и остаться под укрытием кустарниковых зарослей. Такими видами являются *Gymnocarpium dryopteris*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Veratrum lobelianum*, *Pyrola rotundifolia*, *Vicia sepium*, *Trollius europaeus*, *Achillea millefolium* и др.

Часть арктических и аркто-альпийских видов в позднем голоцене спустились с гористого хр. Паэ и поселились южнее на местообитаниях, условия которых подобны тундровым (морское побережье, песчаные дюны, выходы известняков). Присутствуют они и на Шомоховских сопках в районе «лесного острова» в тундровых ценозах (*Poa arctica*, *P. alpina*, *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Luzula wahlenbergii*, *Cochlearia arctica*, *Arabis alpina*, *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Pedicularis verticillata*).

В фазу «термического оптимума» голоцена произошло активное продвижение амфиатлантических видов с запада на восток по приморским равнинам и поймам рек (Миняев, Медведева, 1981). Эти виды сейчас широко распространены по побережьям Белого и Баренцева морей и отмечены в районе «лесного острова» — *Chamaepericlymenum suecicum*, *Arabis alpina*, *Draba incana*, *Alchemilla glomerulans*, *Campanula groenlandica*. Некоторые из них (*Campanula groenlandica*) дошли до Урала.

С юго-запада через южный Канин на Шомоховские сопки, вероятно, проникли бореальные виды — *Calluna vulgaris*, *Sagina nodosa*, *Luzula arcuata*, *Geum rivale* и др., а с юга — *Leymus arenarius*, *Trollius europaeus*, *Trientalis europaea*, *Anthriscus sylvestris*, *Melampyrum sylvaticum*, *Pedicularis palustris*, *Silene tatarica* и др.

Выходцами с восточных территорий (в основном пришедшими с юго-востока), возможно, являются следующие виды флоры «лесного острова» — *Picea obovata*, *Salix lanata*, *Polygonum bistorta*, *Aconitum septentrionale*, *Heracleum sibiricum*, *Lonicera pallasii*, *Lactuca sibirica*, *Ligularia sibirica* и др.

Ход четвертичной истории растительного покрова на севере Евразии привел к изоляции некоторых популяций, а затем — к морфологическому изменению, обособлению и образованию северных подвидов. В пределах этих внутривидовых таксонов, в данном случае видов и подвидов, прослеживаются викарирующие (замещающие) подвиды и виды. Часть видов исследованного лесного массива на Шомоховских сопках представлена видами и подвидами, которые являются викарными или замещающими бореальные расы. К ним принадлежат *Lycopodium lagopus*, *Luzula frigida*, *Rumex haematinus*, *R. lapponicus*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium minus*, *Andromeda polifolia* subsp. *pumila*, *Campanula groenlandica* и др. Эти таксоны возникли автохтонно от типовых бореальных видов (Цвелев, 1976). На Канине они не только распространены в тундре, но и заходят в лесотундровые районы, а некоторые даже и в северную тайгу в бассейнах рек Печоры, Мезени и Северной Двины, где встречаются с прародительскими бореальными видами.

Во флоре «лесного острова» присутствуют также собственно бореальные подвиды бореальных видов — *Equisetum arvense*, *Calamagrostis neglecta*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Hierochloë odorata*, *Alopecurus pratensis*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*, *Potentilla anserina* и др. Среди этих видов во флоре Канина существуют таксоны арктической фракции, заслуживающие ранга вида или подвида. Особенно много таких викариантов среди злаков (Цвелев, 1976). Около 8 % от всего состава флоры Канина представлены викарирующими таксонами, из которых, как правило, бореальные распространены в южной части полуострова и заходят на Шомоховские сопки, а арктические и гипоарктические встречаются в основном на севере полуострова.

Бореальные виды, преобладающие во флоре лесного массива на Шомоховских сопках, создают не только основной фон, но и относятся к активным видам. Здесь в полосе кустарниковых тундр они имеют большую частоту встречаемости и занимают широкую амплитуду местообитаний. Преобладание бореальных видов во флоре района свидетельствует о том, что виды бореальной фракции в фазу «термического оптимума» голоцена доминировали гораздо больше, чем в настоящее время. Отсюда напрашивается вывод, что растительность в изученном районе претерпевала изменения быстрее, чем происходили изменения во флоре. Со времени «термического оптимума» лесная граница отступила, а флористическая осталась на прежнем уровне. Исходя из этого район исследования, как и полосу кустарниковых тундр на Канине, мы относим к Бореальной флористической области.

Район «лесного острова» на Шомоховских сопках является реликтовым и находится в зоне интенсивного выпаса оленей. Такому же воздействию подвергаются и другие «лесные острова», расположенные гораздо южнее на Канине (в бассейне р. Голубницы и в долинах рек Несь и Семжа).

Низкая биологическая продуктивность лесных массивов, находящихся в экстремальных неблагоприятных условиях для возобновления, развития и роста ели и лиственницы на северном пределе распространения или в отрыве от сплошного ареала, делают недопустимым уничтожение не только «островков» леса, но и отдельных деревьев в этом регионе, поэтому вопрос об охране древесной растительности в притундровых и тундровых районах Крайнего Севера достаточно актуален. Основной способ охраны природы в этом районе — создание сети заповедников и заказников. Утрата реликтовых компонентов природной среды может быть невосполнимой.

Необходимо изъять северные островные леса и притундровые редколесья из хозяйственной деятельности или ограничить ее в этих районах и установить за ними биологический надзор. Это повысит продуктивность лесных биогеоценозов и увеличит природоохранную и природозащитную роль «лесных островов» и редколесий в тундровых и лесотундровых районах Крайнего Севера.

С целью сохранения реликтовых лесных растительных комплексов, ценных в научном и практическом отношениях, необходимо запретить рубку деревьев на хозяйственные нужды, прогон оленьих стад и выпас на этих участках. Это позволит оградить от уничтожения сопутствующие «островкам леса» виды, которые находятся в данном районе на северной границе распространения или в отрыве от основного ареала. Сохранение таких естественных лесных комплексов в качестве эталона природы позволит сберечь генофонд растений этих «островных лесов», а также обеспечит охрану луговой, болотной и прибрежно-водной растительности (Сергиенко, 1983, 1984, 1986; Андреев, 1984; Шмидт, Сергиенко, 1986).

«Лесные острова» на Канине в районе Шомоховских сопок, в бассейне р. Голубницы и в долине р. Несь необходимо объявить заповедными и рекомендовать их для включения в категорию охраняемых ботанических объектов Крайнего Севера.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. Материалы к флоре Северного Канина. — Тр. Бот. музея АН СССР (Ленинград), 1931, т. 23, с. 147—196. — *Андреев В. Н.* Продвижение древесной растительности в тундру в связи с защитными свойствами лесопосадок на севере.— Бот. журн., 1954, т. 39, № 1, с. 28—47. — *Андреев В. Н.* Охрана тундровых и лесотундровых фитоценозов в СССР.— В кн.: Общие проблемы охраны растительности: Материалы всес. совещ. «Охрана растительного мира северных регионов», Сыктывкар, 1984, т. 1, с. 28—36. — *Варгина Н. Е.* Флора сосудистых растений. — В кн.: Ары-Мас. Л.: Наука, 1978, с. 65—86. — *Гревингк К. И.* Геогностическая поездка г. Гревингка к берегам Онежского озера и на Канин полуостров. — Изв. Рус. геогр. общ., СПб., 1849, вып. 3, с. 110—113. — *Гревингк К. И.* Путешествие на полуостров Канин (из дневника). — Зап. Имп. АН, СПб., 1891, т. 67, приложение 11, с. 5—41. — *Григорьев С. Г.* Полуостров Канин. — Тр. геогр. НИИ при физ.-мат. факультете МГУ, 1929. 472 с. — *Карлов Е. М.* Канин полуостров должен быть облесен. — Природа, 1961, № 12, с. 61. — *Кнорре А. В.*, *Ловелиус Н. В.*, *Норин Б. Н.* Колебания прироста *Larix dahurica* Turcz. в лесном острове Ары-Мас (Таймыр). — Бот. журн., 1971, т. 56, № 5, с. 627—632. — *Крючков В. В.* Самые северные на земном шаре массивы на реке Лукунской в бассейне Хатанги. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 10, с. 1213—1220. — *Миняев Н. А.*, *Медведева Н. А.* К вопросу о балтийско-беломорских флористических связях (на примере растений песчаных морских берегов). — В кн.: Биологические проблемы Севера. IX симпозиум: тезисы докл., Сыктывкар, 1981, т. 1, с. 33. — *Нейштадт М. И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с. — *Палеогеография* Европы за последние сто тысяч лет. М.: Наука, 1982. 155 с. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Растительность* европейской части СССР / Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко. Е. М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 429 с. — *Сергиенко В. Г.* Материалы к анализу конкретных флор полуострова Канин. — Вестн.

ЛГУ, сер. биол., 1979, № 21, с. 37—45. — *Сергиенко В. Г.* Перспективы охраны генофонда Архангельской области на примере флоры Канина. — В кн.: Охрана живой природы; Тез. Всес. конф. М., 1983, с. 188—190. — *Сергиенко В. Г.* Вопросы охраны растительных комплексов в районе контакта леса и тундры на Канине. — В кн.: Общие проблемы охраны растительности: Материалы Всес. совещ. «Охрана растительного мира северных регионов», Сыктывкар, 1984, т. 1, с 43—46. — *Сергиенко В. Г.* Флора полуострова Канин. Л.: Наука, 1986. 148 с. — *Соколова М. В.* Опыт количественного сравнения восьми конкретных флор Таймыра. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 2, с. 211—217. — *Темноев Н. И.* О пространственном распределении растительности Канино-Тиманской тундры и Мезенских лесов. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 5, с. 689—696. — *Тихомиров Б. А.* О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 315—374. — *Тихомиров Б. А.* Безлесие тундры и его преодоление. — Бот. журн., 1953, т. 38, № 4, с. 513—529. — *Толмачев А. И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 197 с. — *Толмачев А. И., Токаревских С. А.* Исследование района «лесного острова» у р. Море-Ю в Большеземельской тундре. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 4, с. 560—566. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность хатангского района у ее северного предела. — Тр. Аркт. инст., 1937, т. 63, с. 83—180. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шмидт В. М., Сергиенко В. Г.* Виды высших растений, рекомендуемые к охране на территории запада Ненецкого автономного округа. — Вестн. ЛГУ, сер. 3 биол., 1986, вып. № 1, с. 100—102. — *Шренк А. Г.* Путешествие по северо-востоку Европейской России через тундры самоедов к северным Уральским горам в 1837 г. СПб., 1855, т. 1. 663 с. — *Pohle R.* Bericht über die Resultate zweier botanischer Forschungsreisen in Nordrussland. — Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та, 1902, т.3—4, с. 229—234. — *Pohle R.* Pflanzengeographische Studien über die Halbinsel Kanin und das angrenzende Waldgebiet. — Acta Horti Petropol., 1903, Bd 21, S. 19—130.

Ленинградский научно-исследовательский
институт лесного хозяйства.

Получено 9 XII 1985.

УДК 581.189 : 582.35

Бот. журн., т. 72, № 2

Т. А. Комарова

СПОРОВОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ПАПОРОТНИКОВ НА СВЕЖИХ ГАРЯХ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

T. A. KOMAROVA. THE SPORE REGENERATION OF FERNS IN FRESH BURNS OF THE SOUTH SIKHOTE-ALIN

Рассматриваются особенности спорового возобновления папоротников на свежих гарях на территории Южного Сихотэ-Алиня. Прослежены изменения в структуре почвенного запаса жизнеспособных спор в ходе послепожарных демутационных сукцессий широколиственно-кедровых лесов. Установлено, что споровое возобновление папоротников на свежих гарях осуществляется преимущественно за счет почвенного запаса спор.

Размножение папоротников в сложившихся фитоценозах происходит главным образом вегетативным путем. В нарушенных местообитаниях наряду с вегетативным воспроизведением многие виды папоротников возобновляются с помощью спор. Массовое прорастание спор, развитие гаметофитов и молодых спорофитов происходят на оголенных почвах свежих гарей.

О споровом возобновлении папоротников в природных местообитаниях имеются очень ограниченные литературные данные. Сведения о прорастании спор, сроках появления проростков, их экологии и морфологии приводятся лишь для небольшого числа видов папоротников (Nayar, 1965; Auquiere, Moens, 1974; Kaur, 1977; Науялис, 1979, и др.). Дальневосточные виды папоротников в этом отношении практически не изучены. Отсутствуют данные о содержании жизнеспособных спор в почве.

В нашу задачу входило установить состав и запасы жизнеспособных спор в почве, проследить за изменениями в структуре почвенных запасов спор при лесовосстановительных сменах, выявить видовой состав и численность молодых спорофитов на свежих гарях.

Исследования проводили в вегетационные периоды 1983—1985 гг. на территории Верхнеуссурийского стационара, расположенного на западном макросклоне Южного Сихотэ-Алиня в пределах высотных отметок от 440 до 1100 м над ур. м. Территория стационара служит своеобразным природным эталоном южной тайги с господством широколиственно-кедровых и неморальных пихтово-еловых лесов. Спорофиты папоротников представлены почти во всех лесных сообществах стационара, а в тенистых и влажных местообитаниях нередко создают основной фон травяного покрова. В широколиственно-кедровых лесах и их производных сообществах широко распространены тонкокорневищные папоротники (*Gymnocarpium robertianum*, *G. dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium spinulosum*, *Diplazium sibiricum* и др.),[1] способные активно разрастаться на нарушенных участках с помощью длинных ветвящихся корневищ.

Ежегодно спорофиты производят огромное число спор, которые распространяются ветром на расстояния от нескольких метров до десятков километров (Заклинская, 1950, и др.). Однако из колоссального числа продуцируемых спор очень незначительная часть прорастает, а из проросших спор не всегда образуются гаметофиты и далеко не все проростки достигают стадии зрелых спорофитов. В сформировавшихся фитоценозах прорастанию спор, развитию гаметофитов и молодых спорофитов препятствуют подстилка и живой напочвенный покров. Наличие даже незначительного слоя опавшей листвы или уплотненной подстилки фактически исключает прорастание спор. К факторам, лимитирующим прорастание спор, могут быть отнесены также недостаток влаги, тепла, света, питательных веществ, корневая конкуренция растений, действие фитотоксикантов и т. д. Прорастание спор становится возможным при определенном температурном режиме; для многих лесных папоротников он находится в пределах от 15 до 30 °С (Тахтаджян, 1978; Науялис, 1979, и др.).

Под воздействием каких-либо неблагоприятных факторов среды споры многих видов папоротников способны переходить в состояние вынужденного покоя и длительное время находиться в почве в жизнеспособном состоянии. Всхожие споры папоротников в большом числе содержатся в почвах коренных и производных лесных сообществ, представляя резерв, который активизируется в случае нарушения подстилки и растительности.

Изучение почвенных запасов спор и особенностей их прорастания после низовых пожаров в широколиственно-кедровых лесах проводили с помощью двух методов: 1) проращивание в почвенных образцах в лаборатории; 2) непосредственные наблюдения за появлением молодых спорофитов на постоянных площадках на однолетней гари.

Для установления видового состава и структуры почвенного запаса жизнеспособных спор и характера их изменения в ходе лесовосстановительных сукцессий в мае 1983 г. взяты почвенные образцы с трех пробных площадей: на однолетней гари, образовавшейся в результате устойчивого низового пожара в сентябре—октябре 1982 г. на месте мелкотравно-осочкового разнокустарникового широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 36—1983); в 10-летнем осиново-березовом молодняке с осоково-папоротниково-разнотравным покровом, возникшем после устойчивого низового пожара летом 1973 г. на месте мелкотравно-осочкового разнокустарникового широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 6 — 1975); под мелкотравно-осочковым разнокустарниковым широколиственно-кедровым лесом, представляющим собой позднюю стадию послепожарной сукцессии, начавшейся около 200 лет назад (пр. пл. 3 — 1975).[2]

Почвы под сообществами широколиственно-кедрового леса и их восстановительных стадий — бурые горно-лесные на делювиальных склоновых отложениях (Музарок и др., 1977).

Содержание жизнеспособных спор папоротников анализировали по четырем горизонтам, краткая характеристика которых под широколиственно-кедровым лесом приведена ниже:

A_0^I — 0—4 см. Рыхлый, сухой свежеопавший или слаборазложившийся опад из листьев и хвои.

---

[1] Латинские названия видов приведены по С. К. Черепанову (1981).

[2] Общие сведения о пробных площадях содержатся в работах В. А. Глаголева с соавторами (1979), Т. А. Комаровой (1986) и др.

A_0^{II} — 4—6 см. Буроватый, рыхлый полуразложившийся опад.

A_0^{III} A_1 — 6—8 см. Темно-бурый, уплотненный, влажный переходный горизонт, пронизанный белыми тяжами мицелия.

A_1 — 8—16 см. Буровато-черный, влажный, мелкозернистый, легкосуглинистый гумусовый горизонт.

На пробных площадях в 15—20 точках вырезали монолиты из подстилки и верхних минеральных горизонтов почвы до 8—10 см глубины. Площадь основания монолита составляла около 100 см^2. Для установления вертикального распределения спор в минеральных горизонтах почвы образцы брали послойно через каждые 2 см и помещали в чашки Петри. Почвенные образцы содержали в закрытом помещении в условиях рассеянного света и поддерживали во влажном состоянии. За появлением заростков (гаметофитов) и развитием молодых спорофитов наблюдали с первых чисел июня 1983 г. до конца сентября 1985 г. Уточнение видов проводили по молодым спорофитам, выращенным на агаре из спор 12 видов папоротников, распространенных в широколиственно-кедровых лесах и их производных сообществах исследуемого района.

Из развившихся спорофитов в почвенных образцах были установлены 10 видов, общее представление о которых могут дать иллюстрации, выполненные в натуральную величину растений (см. рисунок). Значительная часть проросших спор, достигнув разных фаз развития заростков, погибла, и видовая принадлежность их была не выявлена, поэтому видовой состав почвенного запаса всхожих спор, вероятно, включает более 10 установленных видов.

Морфологическая и биологическая характеристики гаметофитов и первых фаз развития спорофитов исследуемых 10 видов папоротников даны в работе автора (Комарова, 1986). Здесь остановимся лишь на общей характеристике строения молодых спорофитов этих видов.

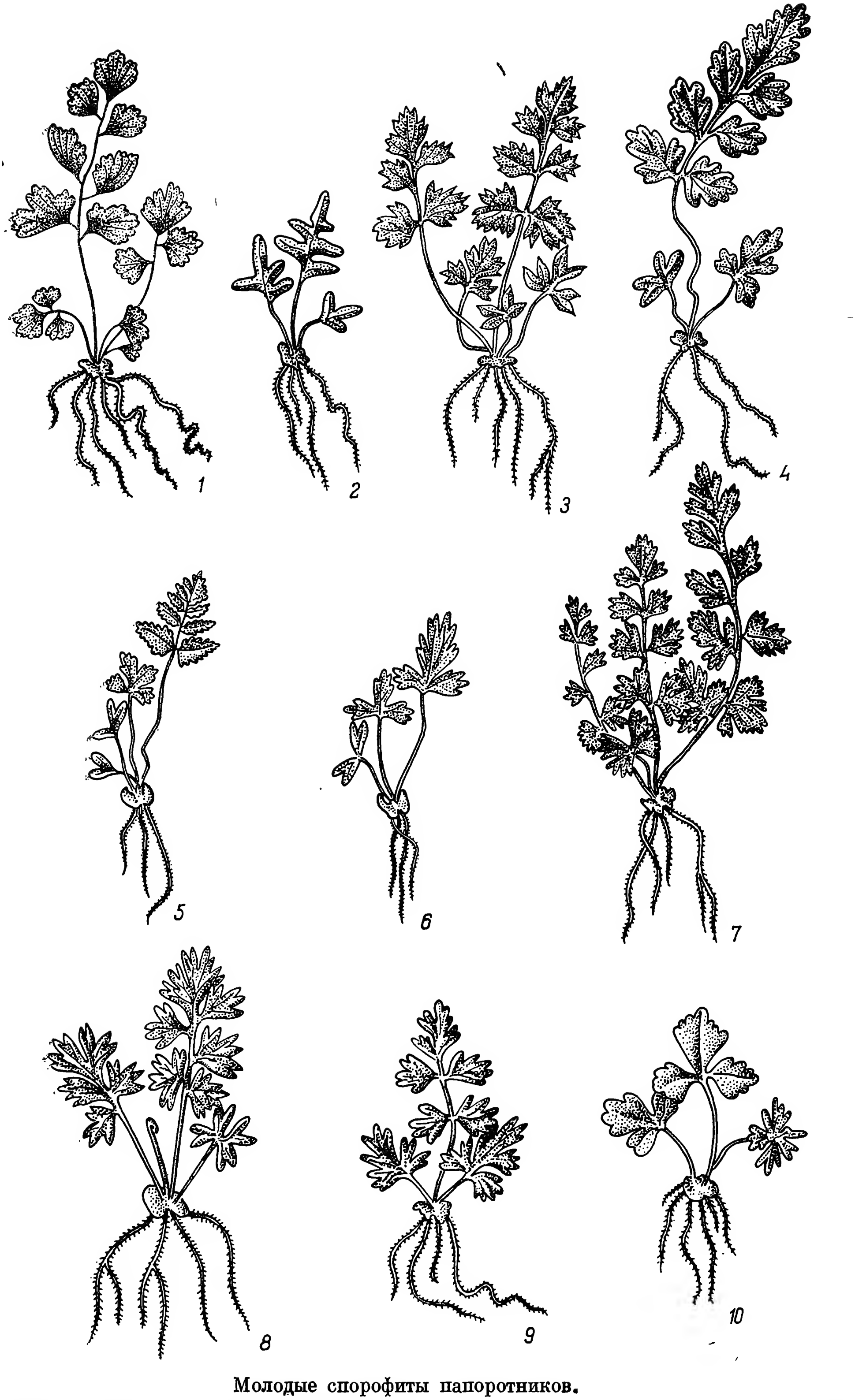
В первый год своего развития спорофиты обычно проходят два возрастных этапа — проростков и ювенильных спорофитов. Первый лист проростков цельный или лопастной с одной жилкой, которая дихотомически ветвится, и боковые ветви соединяются с каждой лопастью листа. Одновременно с развитием листа формируется тонкий прямой корешок, усеянный мелкими сосочками. 2-й и 3-й листья проростков лопастные, надрезанно- или раздельно-лопастные с дихотомическим жилкованием, у последующих листьев жилкование преимущественно перистое. Начиная со 2-го или 3-го листьев выделяется рахис, представляющий собой продолжение черешка. По мере усложнения перистых листьев наряду с главным рахисом формируются стержни второго и последующих порядков. Одновременно с развитием первых листьев в подземной сфере образуются корешки соответствующих порядков.

В фазу 4—5 листьев запасные питательные вещества заростков расходуются и они отмирают. С этим моментом связан переход молодых спорофитов в следующую возрастную группу — ювенильных спорофитов. На этой стадии происходит дальнейшее развитие вегетативных надземных и подземных органов.

Отличительным признаком проростков и ювенильных спорофитов разных видов служит наличие или отсутствие опушения надземных частей. Короткими редкими волосками покрыты листовые пластинки с верхней стороны у проростков фегоптериса связывающего *Phegopteris connectilis*, а с нижней стороны пластинки — у голокучника Роберта *Gymnocarpium robertianum.* У щитовников амурского и Буша *Dryopteris amurensis* и *D. buschiana* имеются светлые чешуйки на черешках, начиная с 3—5-го листьев. Тонкие редкие волоски находятся на черешках диплазиума сибирского *Diplazium sibiricum.* У остальных видов — *Adiantum pedatum*, *Athyrium rubripes*, *A. spinulosum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Polypodium virginianum* — молодые спорофиты голые.

Массовое и дружное прорастание спор и развитие заростков во всех почвенных образцах отмечали в конце июля—августе в первый год наблюдений. В последующие 2 года прорастали лишь единичные споры также во второй половине лета. Среднесуточная температура воздуха в экспериментальной лаборатории в этот период составляла 18—22 °С.

Общая численность проросших спор, достигших разных фаз развития заростков и спорофитов, изменяется на различных стадиях демутационных сукцессий от 9.4 до 22.8 тыс. экз/м^2 (см. таблицу). Максимальное число спор про-



Молодые спорофиты папоротников.

1 — *Adiantum pedatum*, 2 — *Polypodium virginianum*, 3 — *Dryopteris amurensis*, 4 — *Dryopteris buschiana*, 5 — *Gymnocarpium dryopteris*, 6 — *G. robertianum*, 7 — *Athyrium rubripes*, 8 — *A. spinulosum*, 9 — *Diplazium sibiricum*, 10 — *Phegopteris connectilis*.

Содержание жизнеспособных спор папоротников в подстилке и почве на разных стадиях демутационных сукцессий широколиственно-кедровых лесов (экз/м^2)

Вид	Однолетняя гарь на месте мелкотравно-осочкового широколиственно-кедрового леса с участием ели			10-летний осиново-березовый молодняк			Мелкотравно-осочковое разнокустарниковое широколиственно-кедровое сообщество, образовавшееся после пожара около 200 лет назад		
	$A_0^{I-II-III}$	A_1, см		$A_0^{I-II-III}$	A_1, см		$A_0^{I-II-III}$	A_1, см	
		0—4	4—8		0—4	4—8		0—4	4—8
Adiantum pedatum	—	24	48	27	72	120	—	120	177
Athyrium rubripes	21	224	264	126	450	552	24	270	330
A. spinulosum	77	224	252	171	1026	1176	48	550	374
Diplazium sibiricum	70	272	324	153	351	468	72	250	429
Dryopteris amurensis	—	128	156	27	153	72	24	100	121
D. buschiana	—	56	24	—	28	48	—	20	177
Gymnocarpium dryopteris	21	328	324	49	252	456	54	650	528
G. robertianum	49	472	576	21	378	540	24	670	649
Phegopteris connectilis	—	256	276	72	171	252	48	220	330
Polypodium virginianum	—	24	24	—	—	—	54	50	77
Заростки неустановленных видов	147	2256	2520	576	6750	8328	222	5250	7579
Итого	385	4264	4788	1222	9631	12012	570	8150	10771

росло в почвенных образцах 10-летнего осиново-березового молодняка. В наибольшем числе здесь сформировались проростки кочедыжника игольчатого *Athyrium spinulosum*. Зрелые спорофиты этого вида также широко представлены в напочвенном покрове современного сообщества. Из состава молодых спорофитов, появившихся в почвенных образцах, только у щитовника Буша зрелые спорофиты отсутствуют в травяном покрове 10-летнего осиново-березового молодняка. В то же время в образцах этого сообщества не были обнаружены проростки орляка обыкновенного *Pteridium aquilinum*, зрелые спорофиты которого присутствуют в напочвенном покрове в незначительном числе.

Наименьшее число спор папоротников проросло в почвенных образцах однолетней гари, что, вероятно, связано с уничтожением какой-то части спор во время пожара. Из числа сохранившихся после пожара папоротников в напочвенном покрове этой гари присутствовали только единичные спорофиты голокучников Роберта и трехраздельного. В составе проростков, сформировавшихся в образцах с однолетней гари, а также 200-летнего широколиственно-кедрового леса, эти виды папоротников также представлены наибольшим числом. В почвенных образцах широколиственно-кедрового леса сформировались проростки видов *Athyrium rubripes*, *Dryopteris amurensis*, *D. buschiana*, спорофиты которых отсутствуют в напочвенном покрове данного фитоценоза.

Всхожие споры большинства видов содержатся по всему вертикальному профилю подстилки и почвы на разных стадиях сукцессий, но вместе с тем отмечается постепенное увеличение численности спор к нижним слоям гумусового горизонта почвы. Это, очевидно, связано с периодическим пополнением почвенного запаса спор с соседних участков, а также с длительным сохранением жизнеспособности спор в почве.

Наблюдения за развитием заростков и молодых спорофитов в природных местообитаниях проводили на свежей гари широколиственно-кедрового леса. Совокупность прямых и косвенных воздействий огня — уничтожение подстилки, повышение на обнаженной поверхности почвы освещенности и влажности, изменение температурного режима, увеличение концентрации кислорода, обогащение почвы элементами минерального питания, ослабление действия фитотоксикантов и корневой конкуренции — способствовала дружному прорастанию спор, формированию гаметофитов и молодых спорофитов.

Максимальное число заростков и молодых спорофитов отмечалось в первый год после пожара. На однолетней гари число заростков в среднем на 1 м^2 — около 18 экземпляров, а из этого числа развились в молодые спорофиты только 5 экз/м^2. Это составило менее 1 % от числа спор, содержащихся в почве. Появившиеся заростки были распределены по площади крайне неравномерно, численность их варьировала от 0 до 180 экз/м^2. Массовое прорастание спор, развитие гаметофитов и молодых спорофитов были только на оголенной почве, лишенной подстилки и не занятой другими растениями. Заростки появились в массе во второй половине июня, когда температура верхнего слоя почвы достигла 16—18 °С. В это время значительная площадь однолетней гари была покрыта сомкнутым травяным покровом, что препятствовало дальнейшему развитию гаметофитов и молодых спорофитов. Второй максимум в появлении заростков отмечали во второй половине августа—начале сентября, когда начали созревать и рассеиваться новые споры. Однако к следующему вегетационному сезону сохранились преимущественно молодые спорофиты первого срока прорастания, успевшие сформировать достаточно развитую корневую систему.

На второй год зарастания свежей гари численность двулетних спорофитов составила менее 1 экз/м^2, а число новых проростков спорофитов снизилось до 2 экз/м^2 и приурочены они были главным образом к оголенным освещенным участкам почвы.

На третий год после пожара численность появившихся заростков и проростков была менее 1 экз/м^2. Основная часть проростков встречалась на гниющей древесине валежа и у основания отмерших деревьев.

Видовой состав и количественное соотношение молодых спорофитов, сформировавшихся на свежей гари, были сравнительно близки к составу содержащихся в почве всхожих спор. В наибольшем числе здесь были представлены проростки голокучников Роберта и трехраздельного, составившие около 85 % от всего числа образовавшихся проростков. В небольшом числе (менее 1 экз/м^2) на этой гари образовались проростки папоротников *Athyrium rubripes*, *A. spinulosum*, *Diplazium sibiricum*, *Phegopteris connectilis*, жизнеспособные споры которых обнаружены в значительном числе в верхних слоях гумусового горизонта почвы.

Таким образом, споровое возобновление папоротников на свежих гарях осуществляется преимущественно теми видами, жизнеспособные споры которых в большом числе содержатся в почве и представляют собой резерв в случае нарушения подстилки и растительности.

Почвенный запас спор формируется главным образом из видов, характерных для современных сообществ, а на свежих гарях — свойственных для допожарных фитоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Глаголев В. А., Григорьев В. И., Ефремов Д. Ф. и др. Материалы к характеристике лесов Верхнеуссурийского стационара. — В кн.: Экология и продуктивность лесных биогеоценозов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 131—151. — *Заклинская Е. Д.* Опыт определения дальности воздушной транспортировки спор папоротника *Dryopteris filix-mas*: Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу. М. 1950, с. 211—224. — *Комарова Т. А.* Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 221 с. — *Музарок Г. Г., Селиванова Г. А., Тимофеева Т. В.* К характеристике горно-лесных почв Верхнеуссурийского стационара. — В кн.: Почвенно-лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 55—63. — *Науялис И. И.* Некоторые черты экологии проростков и ювенильных растений *Athyrium filix-femina* (L.) Roth и *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott в хвойно-широколиственных лесах Московской области. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979, т. 84, вып. 4, с. 55—63. — *Тахтаджян А. Л.* Отдел папоротниковидные (общая характеристика). — В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978, т. 4, с. 149—170. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Auquiere J. P., Moens P.* Developpment du gametophyte et vascularisation du jeune sporophyte dans le genre *Cystopteris*. — Cellule, 1974, t. 70, fasc. 1, p. 135—156. — *Kaur S.* Morphology of the prothallus and juvenile sporophytes of some species of *Dryopteris*. — Proc. Ind. Acad. Sci., B, 1977, vol. 85, N 2, p. 48—52. — *Nayar B. K.* Gametophytes and juvenile leaves of drynarioid ferns. — Bot. Gaz., 1965, vol. 126, N 1, p. 46—52.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 5 III 1986.

УДК 581.47 : 582.734

Е. И. Голубкова

СТРОЕНИЕ ПЛОДА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ *DRYADEAE* (*ROSACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ

E. I. GOLUBKOVA. FRUIT STRUCTURE IN SOME REPRESENTATIVES OF THE TRIBE *DRYADEAE* (*ROSACEAE*): SYSTEMATIC IMPLICATION

Приводятся результаты анатомического изучения строения перикарпия и семенной кожуры 29 видов из 5 родов подтриб *Cercocarpinae*, *Purshiinae* и *Dryadinae* трибы *Dryadeae* сем. *Rosaceae*. Анатомическое строение плода свидетельствует в пользу повышения подтрибы *Cercocarpinae* до ранга трибы, подтверждает правильность объединения родов *Purshia* и *Cowania* в подтрибу *Purshiinae*, целесообразность переноса *Cowania mexicana* var. *dubia* в качестве вида в род *Purshia* и выделения *C. stansburiana* в самостоятельный вид. Роды *Fallugia* и *Dryas* подтрибы *Dryadinae* имеют сходное строение тканей плода, что подтверждает существующее понимание объема данной подтрибы.

Данная работа является завершением по изучению строения плода представителей подтриб *Cercocarpinae* Torr. et Gray, *Purshiinae* (F. Bolle) Engl. и *Dryadinae* Focke трибы *Dryadeae* сем. *Rosaceae*. Аналогичное исследование 30 видов из 12 близких родов подтрибы *Geinae* (Juel) Engl. было проведено ранее (Коротаева, 1983, 1984а, б).

G. Schulze-Menz (1964) в трибу *Dryadeae* объединяет 4 подтрибы: *Cercocarpinae*, *Purshiinae*, *Dryadinae* и *Geinae*.

Роды подтриб *Cercocarpinae*, *Purshiinae* и *Dryadinae* чаще всего — кустарники, но есть кустарнички (*Dryas* L.) и даже небольшие деревья (*Cercocarpus* H. B. K., *Purshia* DC.), произрастающие на юго-западе Северной Америки, за исключением рода *Dryas*, имеющего аркто-альпийский тип распространения в северном полушарии.

Представители трибы *Dryadeae*, помимо декоративности, имеют большое практическое значение, поэтому триба *Dryadeae* вызывает интерес у исследователей разного профиля; систематики, например, обратили внимание на морфологическое строение плода, длину и характер опушения его стилодия как на признаки, играющие важную роль в систематике и филогении трибы.

Данные об анатомическом строении плода представителей сем. *Rosaceae* приводили ряд исследователей (Godfrin, 1880; Ritter, 1910; Tukey, Young, 1939; Александров, Коновалов, 1947; Рзаев, 1957; Тутаюк, Рзаев, 1959, 1961; Будкевич, 1961; Sterling, 1969; Antoni, 1971; Габриэлян, Мурадян, 1972; Ротару, 1972; Roth, 1973; Габриэлян, 1975; Туманян, 1978; Сальникова, 1980; Старикова, 1983, и др.). Однако по изученной нами группе растений нам удалось найти всего несколько работ. G. Ritter (1910) составил таблицу для определения 21 вида из 8 родов розоцветных по анатомическому строению плода, в том числе двух видов рода *Dryas* и трех видов рода *Geum* L. W. Jepson (1936) приводит рисунок анатомического строения перикарпия *Cercocarpus betuloides* Nutt. Краткое анатомическое описание стенки завязи *Dryas octopetala* L. и 4 видов рода *Geum* дано в работе H. Schulthess (1945).

Мы провели анатомическое исследование плода представителей подтриб *Cercocarpinae*, *Purshiinae* и *Dryadinae* с целью выявления новых диагностических признаков для решения вопросов систематики трибы *Dryadeae*.

Материал и методика

Плодики изученных видов — односемянные невскрывающиеся сухие орешки, а плод в целом — много-, малоорешек или одноорешек (*Cercocarpus*) (Левина, 1967). Мы исследовали плоды следующих видов: *Cercocarpus betuloides* Nutt., *C. intricatus* Wats., *C. ledifolius* Nutt., *C. montanus* Rafin., *C. parvifolius* Nutt., *Purshia tridentata* (Pursh) DC., *Cowania mexicana* D. Don, *C. mexicana* var. *dubia* Brandegee, *C. plicata* D. Don, *C. purpurea* Zucc., *C. stansburiana* Torr., *Fallugia paradoxa* (D. Don) Endl., *Dryas ajanensis* Juz., *D. caucasica* Juz., *D. crenulata*

Juz., *D. chamissonis* Spreng. ex Jurtz., *D. drummondii* Rich., *D. grandis* Juz., *D. incisa* Juz., *D. integrifolia* Vahl, *D. juzepczukii* Socz., *D. kamtschatica* Juz., *D. octopetala* L., *D. oxyodonta* Juz., *D. punctata* Juz., *D. sumneviczii* Serg., *D. tschonoskii* Juz., *D. vagans* Juz., *D. viscosa* Juz., *D.*×*zuendermannii* hort. (*D. drummondii*×*D. octopetala*).

Препараты поперечных срезов из середины плода готовили по общепринятой анатомической методике (Прозина, 1960).

Результаты и обсуждение

Подтриба *Cercocarpinae* включает один род *Cercocarpus*. Гипантий трубчатый. Подчашие и лепестки венчика отсутствуют. Плодолистик один. Род труден в систематическом отношении, так как виды его образуют много гибридов и промежуточных форм, поэтому, например, P. Rydberg (1913) различает в роде 21 вид, F. Martin (1950) — 6, E. Little (1953) — 3, Schulze-Menz (1964) — 10, J. Willis (1973) — 20 видов и т. д.

Плод у представителей рода *Cercocarpus* почти цилиндрический, линейно-продолговатый, волосистый, свободно сидит в удлиненном гипантии, почти или полностью закрывающем его, и заканчивается длинным, сильно выступающим из гипантия, перисто-опушенным и закрученным стилодием.

Перикарпий изученных видов состоит из трех зон: 1) экзокарпий (наружная эпидерма с волосками), 2) мезокарпий (паренхима и кристаллоносный слой), 3) эндокарпий (механический слой). Семенная кожура представлена в основном паренхимой и пигментным слоем.

На схеме поперечного среза плода *C. ledifolius* (рис. 1, *A*) видно расположение его частей. В перикарпии с 5 проводящими пучками паренхимная ткань отделена кристаллоносным слоем от механической ткани (эндокарпия), которая в области брюшного шва глубоко вдается в паренхиму. Семенная кожура незначительна по толщине и содержит один проводящий пучок. Между внутренней эпидермой семенной кожуры (пигментным слоем) и семядолями заметна узкая полоска 1—2 сохранившихся слоев эндосперма. Семядоли с 9 прокамбиальными тяжами в каждой. За наружной эпидермой перикарпия следуют 2—3 слоя клеток паренхимы, остальные ее слои облитерированы (рис. 2, *1*). К облитерированным слоям паренхимы прилегает кристаллоносный слой, представленный 1—2 рядами клеток, содержащих одиночные кристаллы щавелевокислого кальция различной формы. Эндокарпий состоит из 13—18 рядов удлиненных склеренхимных клеток. Наружная эпидерма и паренхима семенной кожуры (рис. 2, *1*) сильно облитерированы, лишь иногда клетки наружной эпидермы сохраняют свою форму. Внутренняя эпидерма представлена мелкими, тангенциально вытянутыми пигментными клетками, заполненными содержимым темно-бурого цвета (пигментный слой семени).

Остальные изученные виды рода — *C. betuloides*, *C. intricatus*, *C. montanus* и *C. parvifolius* — имеют сходное с *C. ledifolius* строение плода; наблюдаются незначительные количественные различия в числе слоев тканей, их толщине и степени облитерации, в размерах клеток и др.

Необходимо подчеркнуть морфологические отличия видов рода *Cercocarpus* (их характерные признаки: древесный габитус, цветки без лепестков венчика и подчашия, гипантий трубчатый, чашечка опадающая, редукция числа плодолистиков до одного и др.) от остальных представителей трибы *Dryadeae*. Эти морфологические отличия коррелируют с очень специфическим анатомическим строением плода, в котором развивается мощный слой склеренхимных клеток эндокарпия, предохраняющих семя от повреждений и высыхания в трудных аридных условиях произрастания.

Поэтому мы, руководствуясь вышеуказанными различиями, считаем целесообразным повысить подтрибу *Cercocarpinae* до ранга трибы, как это принял Rydberg (1913).

Подтриба *Purshiinae* охватывает 3 рода: *Chamaebatia* Benth., *Purshia* DC. и *Cowania* D. Don. Гипантий колокольчатый или воронковидный, подчашие отсутствует. Число плодолистиков 1—2, реже — до 12.

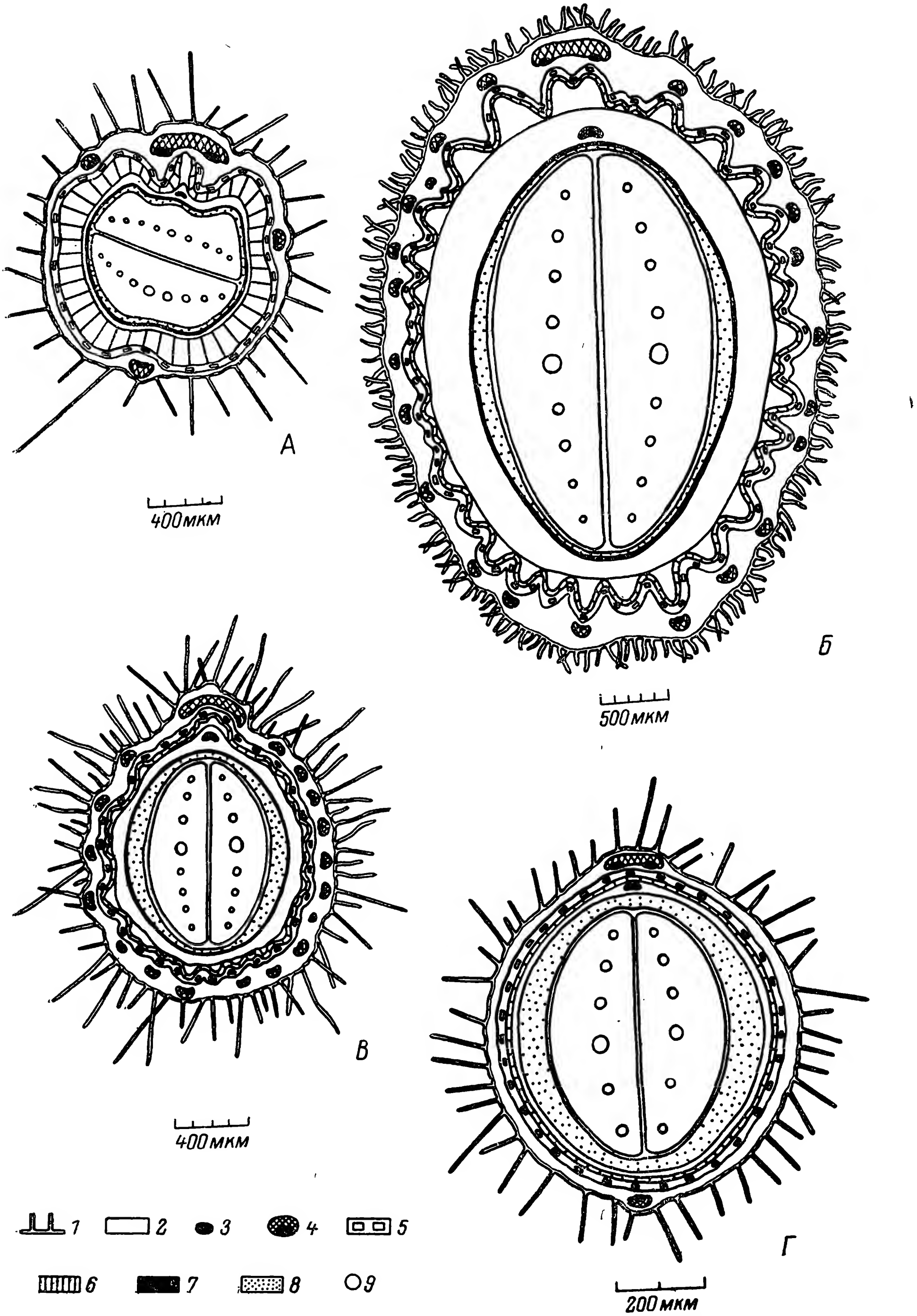


Рис. 1. Схемы поперечных срезов плода *Cercocarpus ledifolius* (*А*), *Purshia tridentata* (*Б*), *Cowania mexicana* (*В*) и *Dryas octopetala* (*Г*).

1 — экзокарпий с простыми волосками; *2* — паренхима в перикарпии (мезокарпии) и в семенной кожурс; *3* — проводящий пучок без склеренхимы; *4* — проводящий пучок, окруженный склеренхимой; *5* — кристаллоносный слой мезокарпия; *6* — механический слой (эндокарпий); *7* — пигментный слой семенной кожуры; *8* — эндосперм; *9* — прокамбиальный тяж в семядолях.

Плоды рода *Chamaebatia* для анатомического изучения нам получить не удалось.

Род *Purshia* состоит из 2 видов. Плодолистиков обычно 1, редко — 2. Плодик кожистый, продолговатый или обратнояйцевидный, коротковолосистый, оттянутый наверху в очень короткий шиловидный остающийся короткощетинистый стилодий, широкий в нижней части и постепенно сужающийся кверху.

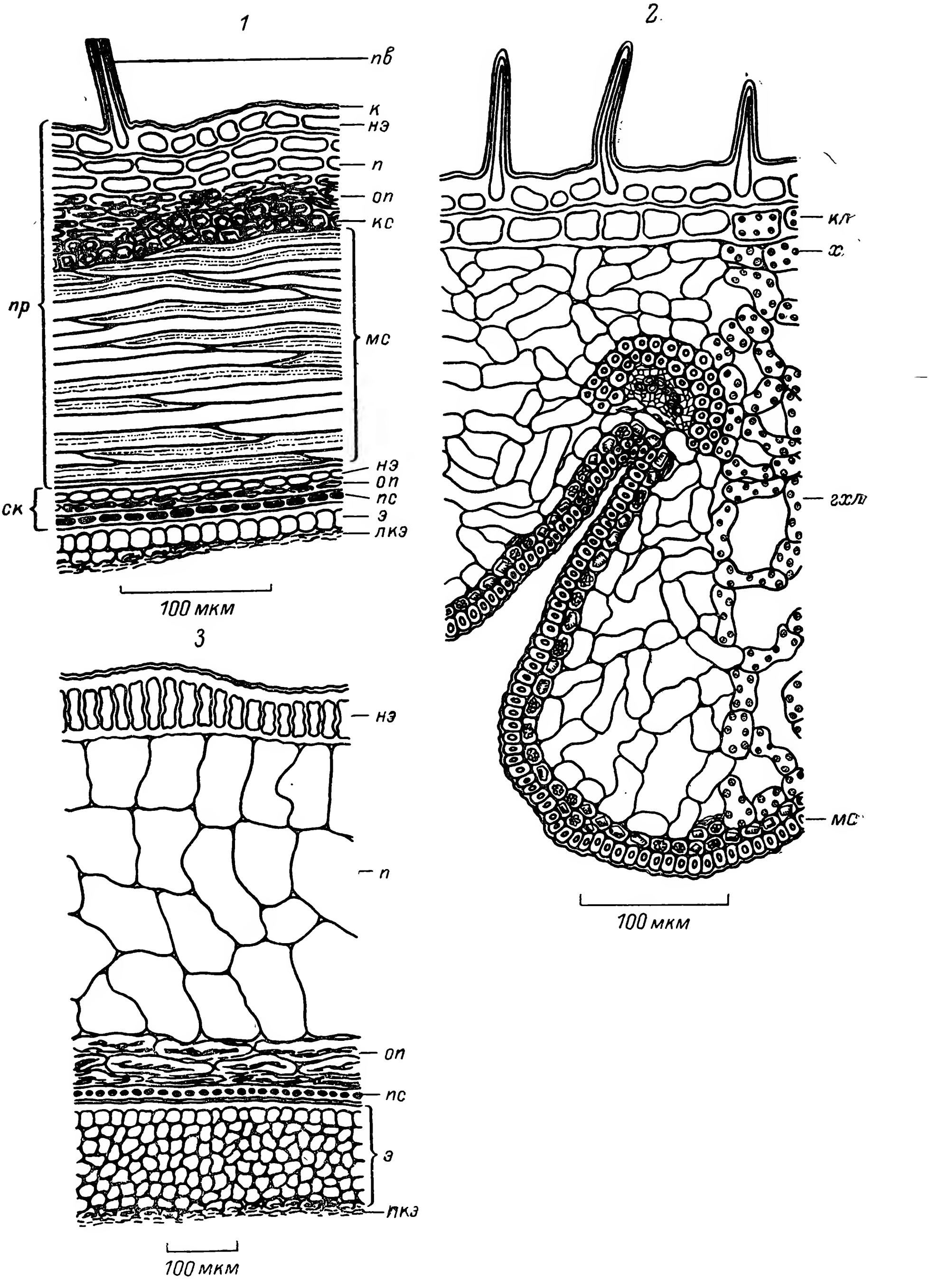


Рис. 2. Участки поперечных срезов плода *Cercocarpus ledifolius* (*1*), *Purshia tridentata* (*пр*) (*2*), *P. tridentata* (*ск*) (*3*), *Cowania mexicana* (*4*), *Fallugia paradoxa* (*5*), *Dryas octopetala* (*6*).

пр—перикарпий: *пв* — простой волосок, *к* — кутикула, *нэ* — наружная эпидерма, *кл* — колленхима, *п* — паренхима, *гхл* — губчатая хлоренхима, *оп* — облитерированная паренхима, *кс* —кристаллоносный слой, *мс* — механический слой, *х* — хлоропласты, *ск* — семенная кожура: *нэ* —наружная эпидерма, *п* — паренхима, *оп* — облитерированная паренхима, *пс* — пигментный слой, *э* — эндосперм, *лкэ*—лизированные клетки эндосперма.

В перикарпии *P. tridentata* (рис. 1, *Б*) проходят 21—25 проводящих пучков, и с внутренней стороны имеются глубокие впадины и выступы, примыкающие к семенной кожуре. Между семенной кожурой с одним проводящим пучком и семядолями с 7—9 прокамбиальными тяжами в каждой сохраняются 7—8 слоев эндосперма, редуцированных до одного слоя в брюшной и спинной областях.

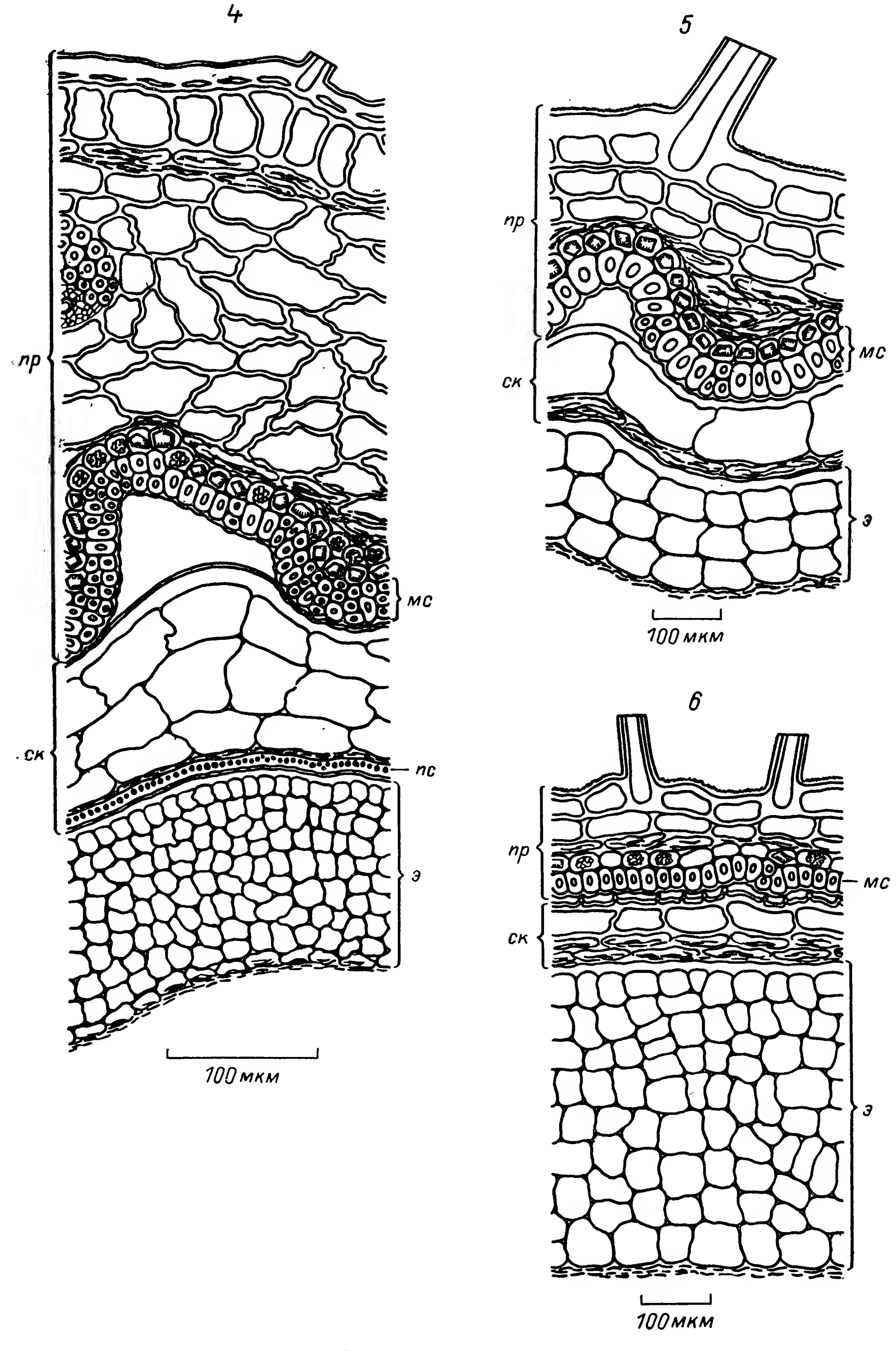


Рис. 2 (*продолжение*).

Под эпидермой расположен один слой клеток колленхимы, переходящей в губчатую хлоренхиму (рис. 2, *2*). В 1—2 рядах клеток кристаллоносного слоя находятся одиночные кристаллы и друзы щавелевокислого кальция. Эндокарпий образован 1, редко — 2 слоями радиально вытянутых склеренхимных клеток. Наружная эпидерма семенной кожуры (рис. 2, *3*) состоит из узких радиально вытянутых утолщенных клеток. Далее следуют 4—5 слоев крупных клеток паренхимы, остальные слои которой облитерированы. Внутренняя эпидерма представлена слоем очень мелких пигментных клеток.

Род *Cowania* содержит 5—7 видов. Плодолистиков 4—12, редко — 1—2 (3). Плодики ланцетовидные, продолговатые или обратнояйцевидные, бороздчатые, волосисто-щетинистые, почти включенные в гипантий, с перисто-опушенным, сильно удлиняющимся и остающимся при плодике стилодием.

Схема поперечного среза плодика *C. mexicana* (рис. 1, *В*) сходна с таковой *Purshia tridentata* (рис. 1, *Б*), только плодики *Cowania mexicana* значительно мельче. В перикарпии проходят 15—19 проводящих пучков, в семядолях — по 7—8 прокамбиальных тяжей. В эндосперме сохраняются 8—10 слоев. Наружная эпидерма перикарпия (рис. 2, *4*) состоит из сильно утолщенных клеток с очень узкими полостями. Под эпидермой находится 1 слой сохранившихся клеток паренхимы. Далее, 1—2 слоя паренхимы сильно сдавлены, в остальных 5—7 слоях клетки сохраняются. К ним примыкают 1—2 слоя облитерированных клеток паренхимы. Кристаллоносный слой представлен 1, редко — 2 слоями клеток, содержащих одиночные кристаллы и друзы щавелевокислого кальция. Эндокарпий состоит из 1—2, редко — 3 слоев сильно утолщенных склеренхимных клеток. Наружная эпидерма семенной кожуры (рис. 2, *4*) образована крупными клетками с тонкими внутренними и сильно утолщенными наружными стенками. Далее следуют 2 слоя крупных клеток паренхимы. Внутренняя эпидерма представлена слоем очень мелких пигментных клеток. Плодики *C. plicata* и *C. purpurea* очень сходны по строению с таковыми *C. mexicana*. Что касается видовых различий, то они носят чисто количественный характер.

Схема поперечного среза плодика *C. mexicana* var. *dubia* сходна с таковой *Purshia tridentata* (рис. 1, *Б*). В перикарпии *C. mexicana* var. *dubia* проходят 21—23 проводящих пучка. В семядолях — 6—7 прокамбиальных тяжей. В эндосперме сохраняются 8—10 слоев, а в брюшной и спинной областях — 1. Строение плодика *C. mexicana* var. *dubia* очень сходно с таковым *Purshia tridentata*. В перикарпии *Cowania mexicana* var. *dubia* колленхима состоит из 2 слоев клеток, хорошо развита губчатая хлоренхима с ветвистыми выростами и большими воздушными полостями; семенная кожура с крупноклеточной паренхимой также сходна по строению с таковой *Purshia tridentata*.

Таким образом, 3 вида рода *Cowania* (*C. mexicana*, *C. plicata*, *C. purpurea*) отличаются по строению плодика от *C. mexicana* var. *dubia* и *P. tridentata* более мелкими плодиками, менее глубокими выступами и впадинами перикарпия, меньшим числом проводящих пучков (14—19), отсутствием колленхимы, более мелкими клетками паренхимы семенной кожуры.

В литературе имеются сведения о гибридной природе *C. mexicana* var. *dubia*. Rydberg (1913) замечает, что, возможно, это — гибрид *C. stansburiana* Torr. и *P. tridentata*. E. Nord (1965) изучал этот гибрид в смешанных насаждениях *P. tridentata* и *C. mexicana* var. *stansburiana* (=*C. stansburiana*). Плодик *C. mexicana* var. *dubia* с менее удлиняющимся щетинистым стилодием морфологически занимает промежуточное положение между родительскими родами: у рода *Cowania* плодик с сильно удлиняющимся перисто-опушенным стилодием, а у рода *Purshia* стилодий очень короткий, щетинистый. По числу плодолистиков (1, 2, редко — 3) *C. mexicana* var. *dubia* сходна с родом *Purshia* и сильно отличается от рода *Cowania*, имеющего 4—12 плодолистиков.

Поэтому, сопоставив анатомические и морфологические данные, мы склонны перенести *C. mexicana* var. *dubia* в род *Purshia* в качестве вида.

По строению плодика *Cowania stansburiana* является промежуточным видом между родами *Purshia* и *Cowania*, так как по строению перикарпия она более сходна с родом *Purshia*, а по строению семенной кожуры и морфологии стилодия — с родом *Cowania*.

Некоторые авторы признают *C. stansburiana* самостоятельным видом (Rydberg, 1913; Rehder, 1949), другие же (Jepson, 1936; Munz, 1959) принимают его в качестве разновидности *C. mexicana* var. *stansburiana*. Мы решили оставить *C. stansburiana* в роде *Cowania* и считать его самостоятельным гибридогенным видом *C.* × *stansburiana*.

Таким образом, и анатомическое строение плодика, и, возможно, легкая скрещиваемость представителей родов *Cowania* и *Purshia* подтверждают целесообразность объединения их в подтрибу *Purshiinae*.

Подтриба *Dryadinae* охватывает 2 рода — *Fallugia* Endl. и *Dryas*. Цветки с подчашием или без него. Гипантий плоско блюдцевидный или полукруглый. Плодолистики многочисленные, сидят на выпуклом цветоложе.

Монотипный род *Fallugia* представлен видом *F. paradoxa* (D. Don) Endl. Плодики кожистые, опушенные, продолговатые или обратнояйцевидно-продолговатые, с сильно удлиняющимся перисто-опушенным остающимся стилодием, часто слегка пурпурным.

В перикарпии *F. paradoxa* формируются 3 проводящих пучка. Перикарпий изнутри образует небольшие выступы и впадины. Семенная кожура с одним проводящим пучком, слегка волнистая. В семядолях по 6—7 прокамбиальных тяжей в каждой. В эндосперме сохраняются 3 слоя. За наружной эпидермой перикарпия (рис. 2, *5*) следуют 2—3 слоя клеток паренхимы. В клетках кристаллоносного слоя хорошо заметны одиночные кристаллы щавелевокислого кальция. Эндокарпий образован 1—2 слоями склеренхимных клеток. Семенная кожура (рис. 2, *5*) состоит из одного слоя клеток паренхимы. Пигментный слой отсутствует.

Род *Dryas* представлен аркто-альпийскими кустарничками. Плодики продолговатые и продолговато-узкояйцевидные, волосистые, с сильно удлиняющимся неопадающим перисто-опушенным стилодием. Существуют совершенно крайние точки зрения на объем этого рода. Одни авторы считают, что в роде 18 видов (Юзепчук, 1929), другие — 3—4 (Hultén, 1959) или 2 вида (Willis, 1973) и т. д.

В перикарпии *D. octopetala* (рис. 1, *Г*) образуются 3 проводящих пучка, в семенной кожуре — 1. Между семенной кожурой и семядолями (в каждой семядоле по 5—6 прокамбиальных тяжей) лежит эндосперм из 8—10 слоев клеток. В перикарпии остается необлитерированным только 1 субэпидермальный слой клеток паренхимы (рис. 2, *6*). Кристаллоносный слой не сплошной и представлен клетками, в большинстве которых содержатся друзы и одиночные кристаллы щавелевокислого кальция. Эндокарпий образован 1, редко — 2 слоями склеренхимных клеток. Семенная кожура (рис. 2, *6*) состоит из одного слоя клеток паренхимы. Остальные слои паренхимы облитерированы.

Другие 17 исследованных видов рода *Dryas* имеют очень сходное строение плодика с таковым *D. octopetala*. Наблюдаются лишь небольшие различия в размерах клеток, у некоторых видов (*D. punctata* и др.) в семенной кожуре остаются необлитерированными 1—2 слоя паренхимы. Таким образом, наши результаты подтверждают точку зрения систематиков, понимающих род в объеме всего лишь нескольких видов и множества подвидов и разновидностей. По-видимому, чрезвычайно сходное анатомическое строение плодиков видов рода *Dryas* объясняется длительной эволюцией в малоизменявшихся условиях произрастания.

Роды *Fallugia* и *Dryas* имеют очень сходную топографию тканей плода, в семенной кожуре только у этих двух родов из всей трибы *Dryadeae* отсутствует пигментный слой, что подтверждает целесообразность объединения их в подтрибе *Dryadinae*.

Таким образом, применение карполого-анатомического метода в совокупности с другими методами систематики при изучении представителей трибы *Dryadeae* показывает его большую диагностическую ценность на видовом, родовом уровнях, а также на уровнях подтриб и триб и помогает решению многих спорных вопросов систематики. Наиболее важными диагностическими признаками является строение перикарпия, особенно — его кристаллоносного и механического слоев, а в семенной кожуре наибольших различий достигают клетки пигментного слоя, который иногда отсутствует. Видовые различия в анатомическом строении плода в пределах одного рода носят количественный характер.

У изученных родов трибы *Dryadeae* плодик невскрывающийся — орешек, и поэтому основную функцию защиты семени на себя принимает перикарпий. Это наглядно подтверждается анатомическим строением, так как перикарпий у всех родов — более многослойный и значительно толще, чем семенная кожура, состоящая в основном из паренхимы и пигментного слоя. Только у двух видов — *Purshia tridentata* и *Cowania mexicana* var. *dubia* — наряду с многослойным перикарпием развивается также многослойная семенная кожура. По-видимому, это можно объяснить тем, что каждая структура, а особенно плод, обладающий большой консервативностью в строении, своими особенностями не только показывает приспособление к среде обитания на данном этапе развития, но и несет отражение воздействия условий того периода, в течение которого она развивалась.

В настоящее время для определения типа плода необходимо руководствоваться не только внешними морфологическими признаками его строения, но и обязательно использовать анатомические данные. У представителей трибы *Dryadeae* плодик орешек характеризуется следующими анатомическими признаками: склеренхиматизация эндокарпия, причем склеренхимный слой, как правило, неширокий, а если широкий, то это связано с приспособлением к эндозоохории. Стенки клеток склеренхимного слоя обычно несильно одревесневают, слои клеток склеренхимы чаще ориентированы в одном направлении, склереид нет. Клетки паренхимы в мезокарпии несочные, и обычно слоев паренхимы не очень много. В мезокарпии развивается кристаллоносный слой.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., Коновалов И. Н. О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных. — Сов. бот., 1947, т. 15, № 5, с. 268—278. — *Будкевич Е. В.* Анатомо-микрохимическое и морфологическое исследование лабазника вязолистного. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 5, 1961, вып. 7, с. 224—232. — *Габриэлян Э. Ц.* Анатомия семенной оболочки азиатских видов рода *Sorbus* в связи с их систематикой. — Биол. журн. Армении, 1975, т. 28, № 4, с. 15—22. — *Габриэлян Э. Ц., Мурадян Л. Г.* Анатомическое строение плодов азиатских видов рода *Sorbus*. — Учен. зап. Ереван. ун-та, сер. естеств. наук, 1972, т. 120, вып. 2, с. 84—95. — *Коротаева Е. И.* Строение плода некоторых представителей подтрибы *Geinae* (*Rosaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 10, с. 1367—1373. — *Коротаева Е. И.* Систематика и анатомия плода рода *Orthurus* (Boiss.) Juz. (*Rosaceae*). — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1984а, № 3, с. 32—39. — *Коротаева Е. И.* Анатомическое строение плода некоторых представителей трибы *Dryadeae* (*Rosaceae*) в связи с их систематикой.— В кн.: I Всес. конф. по анат. раст.: Тез. докл. Л.: Наука, 1984б, с. 79. — *Левина Р. Е.* Плоды. Саратов: Приволжск. книжн. изд-во, 1967. 195 с. — *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. школа, 1960. 206 с. — *Рзаев Г. А.* Анатомическое исследование развития плодов дикой алычи. — Тр. Азерб. с.-х. ин-та, 1957, т. 4, с. 221—231. — *Ротару Г. И.* Сравнительная анатомия околоплодника подсемейства яблоневых. Кишинев: Штиинца, 1972. 138 с. — *Сальникова Л. И.* Сравнительная анатомия перикарпия и спермодермы *Sorbus aucuparia* L., *S. gorodkovii* Pojark. и *S. sibirica* Hedl. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1980, № 3, с. 60—66. — *Старикова В. В.* Морфолого-анатомическая характеристика орешков некоторых видов рода *Rosa* (*Rosaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 522—524. — *Туманян С. А.* Развитие и строение семенной кожуры у представителей подсемейства *Pomoideae* Focke (*Cotoneaster*, *Malus*, *Pyrus*).— Биол. журн. Армении, 1978, т. 31, № 3, с. 233—242.— *Тутаюк В. Х., Рзаев Г. А.* Анатомо-морфологическое исследование костянки миндаля *Amygdalus communis* var. *typica* с твердой скорлупой. — Изв. АН АзССР, сер. биол. и с.-х. наук, 1959, № 5, с. 55—64. — *Тутаюк В. Х., Рзаев Г. А.* Анатомо-морфологическое исследование костянки миндаля с хрупкой скорлупой (*Amygdalus communis* var. *fragilis*). — Изв. АН АзССР, сер. биол. и мед. наук, 1961, № 1, с. 3—13. — *Юзепчук С. В.* К систематике рода *Dryas*. — Изв. Главн. бот. сада СССР, 1929, т. 28, вып. 3—4, с. 306—327. — *Antoni Zn.* Histogenetic study on the exocarp, mesocarp and endocarp of the almond (миндаль).— Acta Agron. Acad. Sci. Hung., 1971, t. 20, N 1—2, p. 27—34. — *Godfrin J.* Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiospermes. Nansy: Imprimerie Berger—Levrault etc., 1880. 112 p. — *Hultén E.* Studies in the genus *Dryas*. — Svensk Bot. Tidskr., 1959, Bd 35, Hf 4, S. 507—542. — *Jepson W. L. Rosaceae*. — In: A flora of California. San Francisco: Calif. school Book Depos., 1936, vol. 2, p. 160—234. — *Little E. L.* Five varietal transfers of United States trees. — Phytologia, 1953, vol. 4, N 5, p. 305—310. — *Martin F. L.* A revision of *Cercocarpus*. — Brittonia, 1950, vol. 7, N 2, p. 91—111. — *Munz Ph. A. Rosaceae*. — In: A California flora. Berkeley; Los Angeles: Univ. Calif. Press, 1959, p. 754—759. — *Nord E. C.* Autecology of bitterbrush in California. — Ecol. Monogr., 1965, vol. 35, N 3, p. 307—334. — *Rehder A. Rosaceae*. — In: Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America exclusive of the subtropical and warmer temperate regions. Ed. 2. New York: Macmillan company, 1949, p. 322—482. — *Ritter G.* phil. Die systematische Verwertbarkeit des anatomischen Baues von Früchten und Samen. — Beih. Bot. Centralbl., 1910, Bd 26, 2. Abt., S. 132—156. — *Roth I.* Estructura anatomica de la corteza de algunas especies arboreas venesolanas de *Rosaceae*. — Acta Bot. Venez., 1973, vol. 8, N 1—4, p. 121—161. — *Rydberg P. A. Rosaceae*. — In: North American flora. Lancaster Pa.: Lancaster Press, inc., 1913, vol. 22, pt 5, p. 389—480. — *Schulthess H.* Pharmakognostisch-anatomische und chemische Untersuchungen von Drogen der Genera *Geum*, *Sieversia* und *Dryas*. Wädenswil, Austria: Buchdruckerei A. Stutz & Co., 1945. 116 S. — *Schulze-Menz G. K. Rosaceae*. — In: A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl. Herausgegeben von H. Melchior. Berlin—Nikolassee: Gebrüder Borntraeger, 1964, Bd 2, Angiospermen, S. 209—218. — *Sterling C.* Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. X. Evaluation and summary. — Österr. Bot. Zeitschr., 1969, Bd 116, Hf 1, S. 46—54. —

Tukey H. B., Young J. O. Histological study of the sour cherry. — Bot. Gaz. (Chicago), 1939, vol. 100, N 4, p. 747—749. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Ed. 8. Cambridge: Univ. Press, 1973. 1245 p.

Центральный научно-исследовательский
институт лесосплава,
Ленинград.

Получено 30 XII 1985.

УДК 581.55 : 582.475.2 (—924.83)

Бот. журн., т. 72, № 2

В. В. Татаринов

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ В СООБЩЕСТВАХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ РУССКОЙ РАВНИНЫ

V. V. TATARINOV. THE COMPARATIVE ANALYSIS OF PHENOTYPIC VARIATION OF SPRUCE POPULATIONS IN COMMUNITIES OF SPRUCE FORESTS OF THE CENTRAL PART OF THE RUSSIAN PLAIN

Установлено, что в рамках одного сообщества сконцентрированы особи различных внутривидовых и даже видовых таксонов. Среда сообщества влияет только на степень полиморфизма популяции. Разнообразные гибридные популяции ели в центральной части Русской равнины являются всего лишь материалом, еще не закрепленным естественным отбором. Рассмотрена современная тенденция в изменении формового состава популяций.

В настоящее время доказано, что различные виды рода *Picea* A. Dietr. легко гибридизируют друг с другом при соприкосновении их ареалов (Бобров, 1971, 1978). Возникшие гибриды в свою очередь при повторном обратном скрещивании с материнскими видами дают жизнеспособное потомство. Это явление было названо гибридным смешением видов, а впоследствии — интрогрессивной гибридизацией (Бобров, 1944; Anderson, 1949).

Гибридные популяции могут занимать обширные территории (например, гибриды между *P. abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ledeb.); в связи с этим у них наблюдается высокий полиморфизм. Это затрудняет их таксономию. Кроме того, исследователи таежных экосистем еще не могут с достаточной определенностью установить, являются ли современные популяции ели совокупностью организмов, уже отобранных в процессе эволюции, или это всего лишь материал, еще не закрепленный естественным отбором. Решить же эту проблему крайне важно как в плане реализации задач внутривидовой систематики, эволюции таксонов, так и в сфере практической селекции и охраны генофонда ели.

Вопросы о происхождении темнохвойной тайги, таксономическом статусе различных видов и внутривидовых форм основного лесообразователя очень сложны и многообразны. Обстоятельная сводка большого числа исследований по этим проблемам в еловых лесах СССР приведена в работах Л. Ф. Правдина (1975) и В. Г. Чертовского (1978).

В настоящей публикации поставлена узкая и конкретная задача — изучить формовое разнообразие ели в экологических рядах сообществ в локальных географических условиях и тем самым попытаться установить характер взаимодействия среды эволюции (конкретные экосистемы) с субстратом эволюции (фенотипы, организованные в локальные популяции).

Для выделения фенотипов рекомендуется привлекать возможно большее число разнообразных признаков (фенов) (Тимофеев-Рессовский и др., 1973). Однако далеко не все фенотипические признаки несут генетическую информацию, поэтому в данной работе анализ формового разнообразия у ели и выделение фенотипов проведены только по генеративным органам (форме семенных чешуй у шишек). Различие в форме семенных чешуй является наиболее важным диагностическим признаком при подразделении рода *Picea* на виды и внутривидовые формы (Юркевич, Парфенов, 1967; Мамаев, Некрасов, 1968; Бобров, 1978).

Сбор фактического материала для изучения внутривидовой изменчивости ели проводили на территории Центрально-лесного заповедника (южная часть Калининской обл.), расположенного на Каспийско-Балтийском водоразделе Русской равнины к востоку и юго-востоку от главного водораздела. Еловые леса развиваются здесь в условиях слаборасчлененной водораздельной равнины с абсолютными отметками 230—270 м над ур. м. Коренные известняковые породы везде прикрыты мощным слоем (в среднем 10 м) четвертичных отложений. Они представлены валунными суглинками и глинами, песчано-галечными, песчаными и суглинистыми отложениями (Кучинский, 1937). Преобладающими типами почвообразования являются подзолистый и подзолисто-болотный, связанные с геоморфологическими особенностями территории. В целом формирование почв и развитие еловых лесов здесь протекают в условиях умеренно теплой зимы и достаточно влажного лета. Однако популяции ели часто подвергаются воздействию различных критических погодных ситуаций и лимитирующих факторов среды как в засушливые сезоны вегетации, так и во влажные годы с большим количеством осадков и пониженной температурой воздуха (Карпов, Шапошников, 1983).

Доминирующее положение в структуре еловых лесов (60 %) занимают ельники зеленомошные. Наряду с ними в верхних частях расчлененных склонов встречаются ельники неморальные, где широколиственные породы не входят в первый подъярус древостоя. Ельники сфагновые и травяно-болотные представлены здесь многими географическими вариантами интразональных типов сообществ заболоченных таежных территорий (Карпов, Шапошников, 1983).

По мнению Н. А. Миняева (Миняев, Конечная, 1976), в еловых лесах заповедника в современный период господствует *Picea abies* с незначительной примесью гибридного вида *P. fennica* (Regel) Kom., который локализуется главным образом в ельниках сфагновой группы типов леса. Это свидетельствует о том, что данная территория раньше находилась в зоне гибридного контакта видов *P. abies* и *P. obovata*.

Для того чтобы выяснить, насколько далеко в настоящее время зашел процесс вытеснения ели сибирского типа елью европейской в условиях Верхневолжья, и предпринята настоящая работа.

Исследованием были охвачены основные группы типов еловых лесов водораздельной равнины, где расположен заповедник. Ими оказались местообитания, где популяции ели находятся в оптимальных условиях роста (ельники кисличники), а также экологически или ценотически неблагоприятные местообитания (ельники сфагновые и ельники сложные).

Для изучения формового разнообразия ели по диагоналям пробной площади в каждом типе леса закладывали площадки размером 1 м^2 по 50 штук. С этих площадок собирали все шишки различных генераций; каждую шишку этикетировали. Затем все шишки сортировали с целью выявления фенотипов, имеющихся в различных типах леса. У каждой шишки детально изучали форму семенных чешуй в ее средней части. Во внимание принимали все детали, отличающие одну шишку от другой (по форме семенных чешуй). Абсолютно сходные шишки откладывали для повторной сортировки. Во время второй сортировки проводили сравнение каждой шишки с выделенными фенотипами (эталонными образцами) и относили ее к тому или иному фенотипу. После этого замеряли длину шишки, отмечали ее консистенцию и форму, размеры семенных чешуй, их форму и консистенцию. При описании формы семенных чешуй были использованы все признаки, применяемые во внутривидовой систематике рода *Picea* (Данилов, 1943; Бакшаева, 1962; Парфенов, 1964а, б; Юркевич, Парфенов, 1967; Бобров, 1978).

Выделенные формы (эталонные образцы) располагали в ряд в порядке убывания у семенных чешуй признаков, близких к ели сибирской (тупой угол заострения и цельнокрайность верхнего края, заостренность основания, обратнояйцевидная форма чешуи), и возрастания признаков ели европейской (уменьшение угла заострения верхнего края, его зубчатость и вытянутость вершины, клиновидность основания, ромбическая форма чешуи). Спектры фенотипов

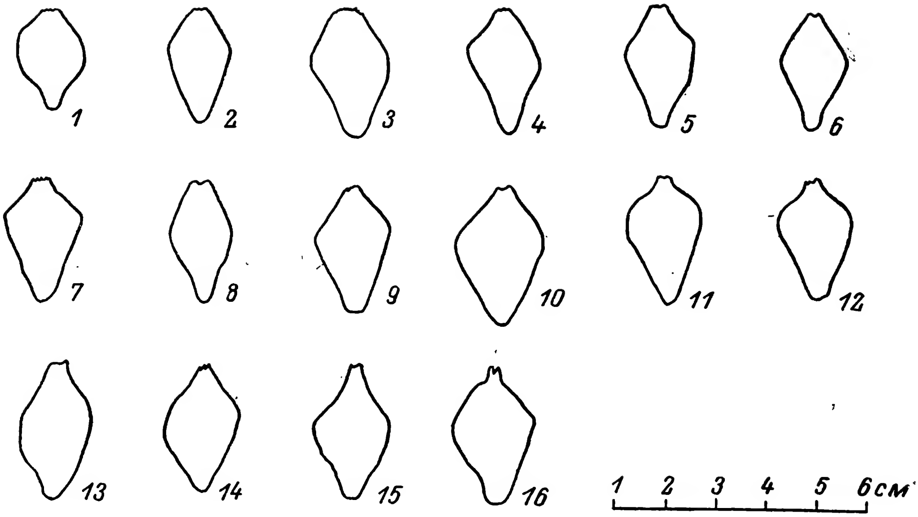


Рис. 1. Изменчивость семенных чешуй ели в ельнике кисличном. Здесь и на рис. 2—4 *цифрами* обозначены различные фенотипы.

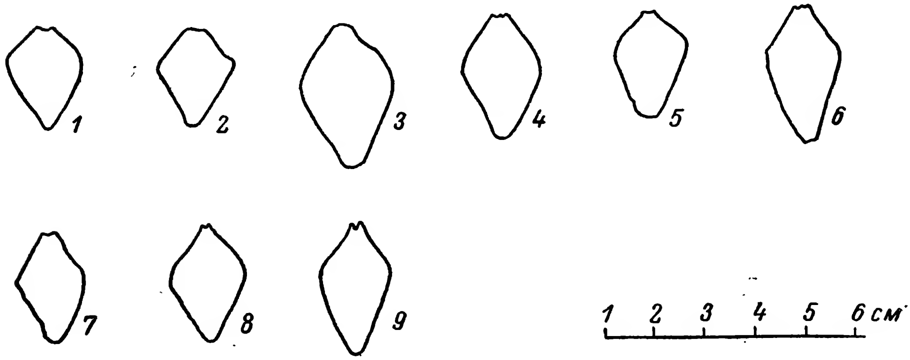


Рис. 2. Изменчивость семенных чешуй ели в ельнике липняковом.

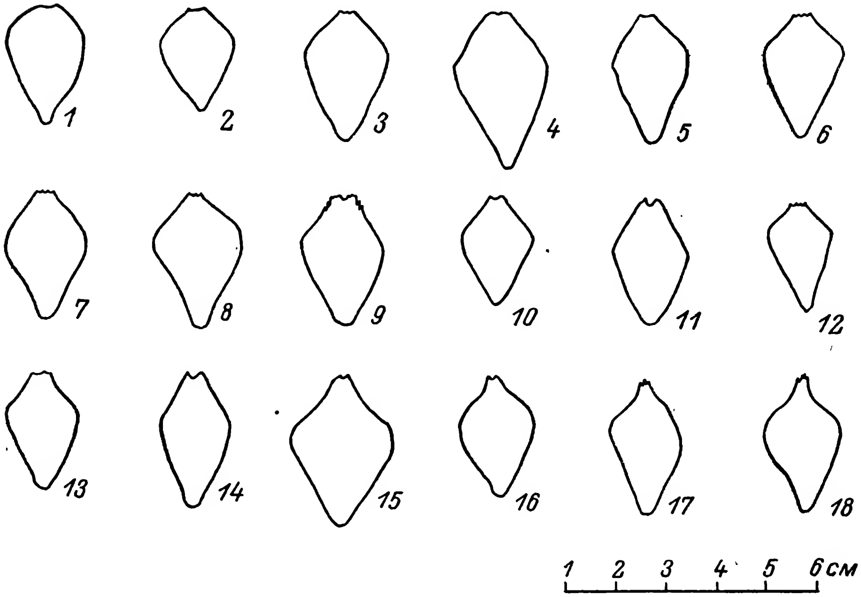


Рис. 3. Изменчивость семенных чешуй ели в ельнике сфагново-черничном.

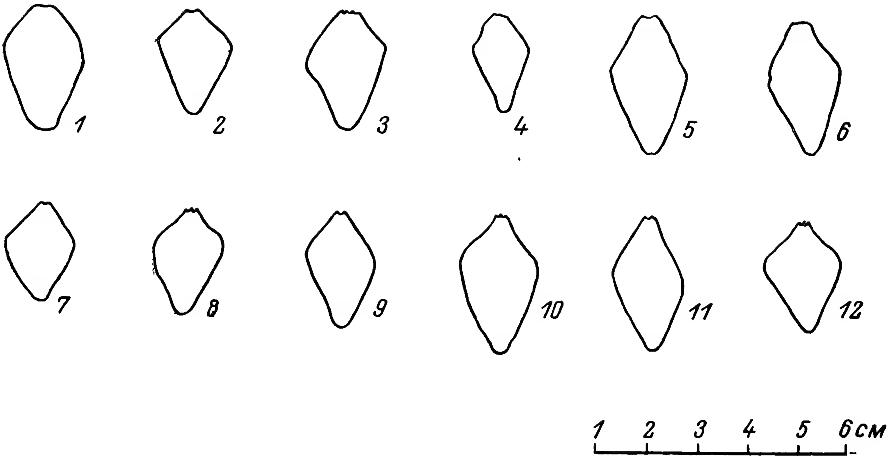


Рис. 4. Изменчивость семенных чешуй ели в ельнике пушицево-осоково-сфагновом.

в экологических рядах сообществ, выявленные по форме семенных чешуй, представлены в виде неметрических шкал на рис. 1—4. Это точные копии формы семенных чешуй.

Наиболее высокий полиморфизм семенных чешуй отмечен в ельниках сфагново-черничном и кисличном, где по этому признаку выделены 18 и 16 фенотипов. В ельниках пушицево-осоково-сфагновом и липняковом он гораздо меньше (12 и 9 фенотипов). Этот факт может свидетельствовать о более жестком отборе отдельных внутривидовых форм в крайне неблагоприятных экологических условиях заболоченных ельников, а также в сложных ельниках при напряженной межвидовой конкуренции с широколиственными породами. Усиление отбора проявляется скорее всего на ранних этапах онтогенеза особей.

Детальное сравнение каждого эталонного образца по типам леса показывает почти полное отсутствие корреспондирующих фенотипов. Идентичные фенотипы отмечены только в ельнике сфагново-черничном (образец 2) и ельнике липняковом (образец 1 — см. рис. 2, 3). Это формы с закругленным, слегка выемчатым верхним краем. Форма семенной чешуи близка к округло-ромбической, т. е. налицо смешанные признаки гибридных форм между елью сибирской и европейской с преобладанием признаков ели сибирской (Бакшаева, 1962; Правдин, 1975). В указанных работах авторы приводят классификацию формы семенных чешуй, позволяющую выделять типичные ель сибирскую и европейскую и переходные формы, близкие к тому или иному виду. Такие классификации дают возможность в первом приближении разобраться в таксономическом положении популяций ели определенной территории.

При более детальном исследовании формового разнообразия на базе массового материала в рамках конкретных сообществ, как это проделано на территории заповедника, выяснилось, что форма семенных чешуй очень изменчива и разнообразна в своей морфологии даже в пределах одного сообщества и представляет собой пеструю комбинацию признаков, не имеющих аналогов с такими детально разработанными внутривидовыми таксонами у ели европейской, которые представлены в работах В. И. Парфенова и И. Д. Юркевича (Парфенов, 1964а, б, 1971; Юркевич, Парфенов, 1967). Они в пределах вида *Picea abies* выделяют две вариации (*P. abies* var. *europaea* и *P. abies* var. *acuminata*). В каждой из них выделяются еще 5 форм. Авторы считают, что *P. abies* var. *europaea* относится к бореальной ели (северо-восточного происхождения), а *P. abies* var. *acuminata* — к карпатской (карпатского происхождения).

Сопоставление типовых образцов шишек и семенных чешуй из Центрально-лесного заповедника с типовыми образцами шишек и семенных чешуй различных форм ели европейской, выделенных Парфеновым, позволило установить, что на исследуемой территории встречаются как *P. abies* var. *europaea*, так и

P. abies var. *acuminata*, а также и *P. fennica* (табл. 1). Во всех обследованных типах леса преобладает *P. abies* var. *europaea*. В крайне неблагоприятных экологических условиях для существования ели (ельник пушицево-осоково-сфагновый) *P. abies* var. *acuminata* полностью отсутствует. В ельнике кисличном (оптимальные условия) из 16 выделенных фенотипов 12 соответствуют *P. abies* var. *europaea*, 2 — *P. abies* var. *acuminata*, 1 — *P. fennica*. В ельнике липняковом из 9 фенотипов *P. abies* var. *europaea* соответствует 5, *P. abies* var. *acuminata* — 2, *P. fennica* — 1. Из 18 фенотипов в ельнике сфагново-черничном в категорию *P. abies* var. *europaea* входят 11, *P. abies* var. *acuminata* — 4 и *P. fennica* — 2. Корреспондирующие фенотипы, которые отмечены в двух последних типах леса, относятся к *P. fennica*. В ельнике пушицево-осоково-сфагновом 11 из 12 фенотипов соответствуют *P. abies* var. *europaea*. Во всех типах леса выявлено по одному фенотипу, по ряду признаков не вписывающемуся в классификационную схему семенных чешуй Парфенова. Эти фенотипы входят в ту часть спектра неметрической шкалы, которая объединяет формы *P. abies* var. *europaea*. С генерализованными типовыми образцами у них не совпадают форма семенных чешуй, расположение наибольшей ширины чешуи, изрезанность ее верхнего края. Некоторые фенотипы, отнесенные к определенной внутривидовой форме в пределах подвида, также имеют отклонения от генерализованных типовых образцов. Но эти отклонения не выходят за рамки общей конфигурации типовых семенных чешуй. Такие фенотипы, и даже те, которые не имеют аналогов, не следует, конечно, выделять в ранг новых внутривидовых таксонов, так как практически это выразилось бы в признании существования очень большого количества самостоятельных внутривидовых единиц в пределах одного сообщества (почти каждого дерева), поэтому каждый фенотип имеет только порядковый номер.

Все многообразие форм ели, выявленное в четырех типах леса (55 фенотипов), можно свести в упрощенную классификацию, основанную на различии формы семенных чешуй. Не принимая во внимание такие отличительные признаки, как особенности и степень изрезанности наружного края, симметричность чешуи и величину вытянутости ее верхнего кончика, выделены 5 категорий: округло-ромбические; овально-ромбические; ромбические, уширенные посередине; ромбические, уширенные в верхней третьей части; ромбические с оттянутым верхним краем (табл. 2). Эта классификация также позволяет только в первом приближении разобраться в формовом разнообразии ели исследуемой территории. Например, округло-ромбическая форма семенных чешуй характерна для ели финской (Парфенов, 1971). Она встречается здесь в незначительном количестве (около 7 % от всех выявленных фенотипов) и преобладает в ельнике сфагново-черничном (около 4 %), хотя имеется и в других типах леса. Необходимо отметить, что четких критериев для выделения ели финской до настоящего времени нет. Е. Г. Бобров (1978) относил к ней все промежуточные формы между типичной елью европейской и сибирской. Однако не имеется единого мнения в оценке типичности и этих видов, поэтому особи с овально-ромбической формой семенных чешуй, напоминающие ель финскую, мы отнесли к ели европейской. Парфенов (1964а) также считает, что особи ели с подобной формой семенных чешуй относятся к ели европейской (var. *europaea* f. *orbiculata*). Этих форм также немного — около 7 %. На территории заповедника большинство фенотипов с овально-ромбической формой семенных чешуй не имеет аналога в классификации Парфенова. Только фенотип 1 в ельнике пушицево-осоково-сфагновом соответствует *P. abies* var. *europaea* f. *orbiculata* (табл. 1, 2). Эта форма уже близка к *P. fennica*. Некоторые исследователи эту форму к ней и относят (Schmidt-Vogt, 1977). Абсолютное преобладание во всех типах леса имеет ромбическая форма семенных чешуй (около 85 %). Такую их форму считают типичной для ели европейской G. Priehäusser (1958), В. И. Парфенов (1964а), Е. Г. Бобров (1978). В категорию чешуй, имеющих ромбическую форму с оттянутым верхним краем, вошли особи двух различных подвидов (*P. abies* var. *europaea* и *P. abies* var. *acuminata*). Фенотипы с такой формой семенных чешуй составляют около 24 % (из них var. *acuminata* — 14.5 %). Фенотипы, близкие к var. *acuminata*, в большем разнообразии представлены в оптимальных условиях для роста ели (ельник кисличный). Здесь отмечены две формы карпатского подвида (f. *ligulata* и f. *api-*

ТАБЛИЦА 1

Внутривидовые таксоны фенотипов ели

Внутривидовой таксон, по Парфенову	Тип леса	№ фенотипа	Число фенотипов	Процент от общего числа фенотипов
Picea fennica	А	1	1	1.8
	Б	1	1	1.8
	В	1, 2	2	3.7
	Г	—	—	—
Итого *P. fennica*			4	7.3
P. abies var. *europaea* f. *orbiculata*	А	—	—	—
	Б	—	—	—
	В	—	—	—
	Г	1	1	1.8
f. *cuneata*	А	7, 11, 12	3	5.5
	Б	5	1	1.8
	В	12, 13	2	3.7
	Г	10, 12	2	3.7
f. *obtusata*	А	2, 4—6, 8—10	7	12.7
	Б	2, 4, 6, 7	4	7.3
	В	3—8, 10, 11, 14	9	16.3
	Г	2—5, 7	5	9.1
f. *biloba*	А	—	—	—
	Б	—	—	—
	В	—	—	—
	Г	11	1	1.8
f. *typica*	А	13, 14	2	3.7
	Б	—	—	—
	В	—	—	—
	Г	8, 9	2	3.6
Итого *P. abies* var. *europaea* . . .			39	71.0
Формы без аналога	А	3	1	1.8
	Б	3	1	1.8
	В	9	1	1.8
	Г	6	1	1.8
P. abies var. *acuminata* f. *ligulata*	А	15	1	1.8
	Б	—	—	—
	В	—	—	—
	Г	—	—	—
f. *apiculata*	А	16	1	1.8
	Б	8, 9	2	3.6
	В	15—18	4	7.3
	Г	—	—	—
Итого *P. abies* var. *acuminata* . .			8	14.5

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: А — ельник кисличный, Б — ельник липняковый, В — ельник сфагново-черничный, Г — ельник пушицево-осоково-сфагновый, цифры выделенные полужирным шрифтом — идентичные фенотипы.

culata), а в ельниках липняковом и сфагново-черничном — только f. *apiculata* (табл. 1).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что на территории центральной части Русской равнины протекает процесс постепенного сокращения в популяциях ели признаков ели сибирской, а выщепление признаков ели европейской var. *acuminata* (юго-западного происхождения) имеет тенденцию к возрастанию. По данным Д. Н. Данилова (1943), в Октябрьском р-не (ныне Жарковский) Калининской обл. в 1936 г. ель с признаками *P. abies* var. *acuminata* составляла не более 2 %. Район его исследований находился в 50 км к юго-западу от Центрально-лесного заповедника. По нашим данным, этот подвид представлен уже 14.5% (от общего числа выявленных фенотипов). Установлено также, что локальные особенности фитоклимата конкретных экосистем не оказывают

ТАБЛИЦА 2

Классификация семенных чешуй

Форма семенных чешуй (всего фенотипов)	Тип леса	№ фенотипа	Число фенотипов	Процент от общего числа фенотипов
Округло-ромбические (4)	А	1	1	1.8
	Б	1	1	1.8
	В	1, 2	2	3.7
	Г	—	—	—
Овально-ромбические (4)	А	3	1	1.8
	Б	3	1	1.8
	В	—	—	—
	Г	1, 6	2	3.7
Ромбические, уширенные посередине (11)	А	6, 8	2	3.7
	Б	2, 4, 7	3	5.5
	В	7, 10, 11	3	5.4
	Г	5, 7, 11	3	5.4
Ромбические, уширенные в верхней третьей части (22)	А	2, 4, 5, 7, 9, 10	6	10.9
	Б	5, 6	2	3.6
	В	3—6, 8, 9, 12, 14	8	14.6
	Г	2—4, 8—10	6	10.9
Ромбические с оттянутым верхним краем (14)	А	11—16	6	10.9
	Б	8, 9	2	3.7
	В	13, 15—18	5	9.1
	Г	12	1	1.8

существенного влияния на распространение особей ели карпатского происхождения, так как эти особенности нивелируются зональными климатическими условиями территории.

Ряд авторов уделяют существенное внимание длине шишек, считая ее одним из важных диагностических признаков в межвидовой и внутривидовой таксономии у ели (Сукачев, 1928; Парфенов, 1964а; Мамаев, Некрасов, 1968; Бобров, 1978). Установлено, что длина шишек у ели европейской варьирует от 10 до 16, а у ели сибирской — от 6 до 8 см (Бобров, 1978). Однако длина шишек в качестве критерия во внутривидовой таксономии должна иметь второстепенное значение по сравнению с формой семенных чешуй. Размеры шишек зависят от возраста дерева, интенсивности его плодоношения, общих физико-географических условий (Соболев, Фомичев, 1908; Мамаев, Некрасов, 1968). Например, В. И. Бакшаева (1962) в Карелии находила формы ели европейской с мелкими шишками.

В районе наших исследований средняя длина шишек по типам леса (*M*) изменяется от 8.7 (ельник пушицево-осоково-сфагновый) до 9.9 см (ельник сфагново-черничный). В ельниках кисличном и липняковом она составляет соответственно 9.6 и 9.2 см (табл. 3). Уменьшение размера шишек в более плодородных условиях местопроизрастания С. А. Мамаев и М. С. Некрасов (1968) объясняют увеличением числа шишек на плодоносящих особях. Так же, как и средняя величина, максимальная длина шишек отмечена в ельнике сфагново-черничном (12.7 см), а минимальная — в ельнике пушицево-осоково-сфагновом (6.9 см). Из приведенных в табл. 3 данных видно, что во всех типах леса встречаются шишки, длина которых характерна для ели сибирской, но по форме семенных чешуй они являются типичными для ели европейской. Например, в ельнике пушицево-осоково-сфагновом самые мелкие шишки (6.9 см) отмечены у фенотипа 4, у которого семенные чешуи имеют ромбическую форму, уширенную в верхней третьей части. В пределах типа леса в изменении длины шишек по фенотипам также не обнаружено никакой закономерности. Мелкие шишки встречаются у форм, у которых доминируют признаки ели европейской, и наоборот.

Амплитуда изменчивости длины шишек почти во всех типах леса незначительная. Средний коэффициент вариации (*C*) не превышает 15 %. Эти величины характерны для низкого уровня вариабельности (Мамаев, 1969). Только в ель-

ТАБЛИЦА 3

Длина шишек у различных фенотипов ели

А			Б			В			Г		
№ фенотипа	средняя длина M, см	коэффициент вариации C, %	№ фено-типа	средняя длина M, см	коэффициент вариации C, %	№ фено-типа	средняя длина M, см	коэффициент вариации C, %	№ фено-типа	средняя длина M, см	коэффициент вариации C, %
1	8.1±0.2	11.1	1	8.3± —	—	1	8.6±0.3	10.5	1	11.2±0.6	10.7
2	8.9±0.4	13.5	2	8.4±0.2	9.5	2	10.3±0.3	11.2	2	8.2±0.7	24.4
3	10.5±0.2	13.3	3	9.9±0.2	14.1	3	10.4±0.2	8.6	3	9.4±0.4	16.0
4	9.0±0.2	17.7	4	8.8±0.2	15.9	4	12.7±0.8	8.9	4	6.9±0.6	18.8
5	9.8±0.3	15.3	5	9.9±0.5	14.1	5	10.4±0.3	8.6	5	7.8±0.9	24.4
6	9.5±0.3	11.6	6	9.1±0.2	14.3	6	9.6±0.2	6.3	6	8.9±0.1	1.1
7	8.6±0.4	15.1	7	8.6±0.3	16.3	7	9.2±0.5	20.6	7	8.8±0.3	10.9
8	7.8±0.4	17.9	8	9.4±0.2	10.6	8	10.8±0.5	17.6	8	8.9±0.1	1.1
9	9.9±0.2	16.2	9	9.0±0.2	8.9	9	11.2±0.3	8.0	9	7.7±0.2	3.9
10	10.0±0.2	13.0				10	10.1±0.3	11.9	10	8.7±0.7	16.1
11	9.3±0.2	14.0				11	10.1±0.4	17.8	11	9.5± —	—
12	8.5±0.5	17.6				12	10.5±0.6	16.2	12	8.2±0.1	1.2
13	8.5±0.7	25.9				13	9.1±0.2	8.8			
14	9.0±0.3	14.4				14	8.6±0.3	10.4			
15	10.9±0.7	12.8				15	8.2±0.4	18.3			
16	10.7±0.6	8.4				16	9.9±0.3	9.1			
						17	10.7±0.2	7.5			
						18	9.6±0.4	12.5			
Среднее по типу леса	9.6±0.3	15.2		9.2±0.2	13.7		9.9±0.3	12.4		8.7±0.4	14.1

нике кисличном $C=15.2$ % (средний уровень изменчивости). Максимальное значение коэффициента вариации также отмечено в этом типе леса. Изменчивость длины шишек у фенотипа 13 (*P. abies* var. *europaea* f. *typica*) в ельнике кисличном относится уже к повышенному уровню ($C=25.9$ %). В остальных типах леса максимальное значение коэффициента вариации у длины шишек не выходит за рамки среднего уровня вариабельности. Высокий коэффициент вариации указывает на ослабление жесткости генотипического контроля и увеличение роли внешних факторов в формировании того или иного фенотипического признака (Берг, 1964; Мамаев, 1969).

Очень низкий и низкий уровни изменчивости у длины шишек характерны во всех типах леса для форм *P. abies* var. *acuminata* или близких к ней ($C < 7$ % или незначительно превышает эту величину). Такой факт свидетельствует о высокой стабильности длины шишек у особей ели карпатского происхождения и ее независимости от случайных воздействий среды, поэтому можно предположить, что ее фенотип сформировался раньше, в более стабильных условиях среды и на исследуемой территории является относительно недавним компонентом в структуре популяций ели.

Анализ приведенных в работе фактических данных показывает высокий полиморфизм природных популяций ели в заповеднике. Его снижение наблюдается как в крайне экологически неблагоприятных условиях для произрастания еловых лесов, так и в экотопах с богатыми для этого района почвами, но где развит неморальный комплекс и сообщества имеют более сложную структуру. Широкий спектр варьирования формы семенных чешуй шишек и их длины в пределах одного сообщества говорит о еще слабой стабилизации фенотипа на этой территории. Стабилизация протекает в направлении возрастания численности особей типичной ели европейской путем постоянно идущего процесса миграционных волн с запада и юго-запада (Данилов, 1943).

В настоящее время очень трудно проследить прежние пути миграций различных видов елей на территории Европейской равнины. Можно лишь сказать, что уже достаточно определенно установлено, что еще в миоцене третичного периода на этой обширной территории было представлено одновременно несколько видов елей, в том числе ель европейская и ель сибирская (Бобров, 1971; Schmidt-Vogt, 1977). Сокращение ареалов этих двух видов началось в связи с общим похолоданием еще в конце третичного периода, а глубокая перестройка всех видов темнохвойных лесов — с наступлением плейстоцена (Дорофеев, 1964). В различные межстадиалы наблюдались обратные миграции из различных убежищ. По растительным остаткам определено, что в первое межледниковье преобладала ель европейская, а во второе — ель сибирская (Сукачев, 1938; Нейштадт, 1957). Ель сибирская во время последнего (Валдайского) оледенения сохранялась в виде дизъюнкций как в эрратической области, так и на возвышенных участках Валдайской возвышенности, не покрытых ледником (Бобров, 1972). Данных о наличии ели европейской в то время пока нет. Естественно предположить, что с отступанием ледника господство в темнохвойных лесах приобрела ель сибирская (древний голоцен), и только с наступлением потепления в атлантическое время (в конце раннего голоцена) началось интенсивное распространение ели европейской.

Конечно, все эти выводы носят предварительный характер. В настоящее время можно установить лишь современную тенденцию в изменении формового состава популяций ели различных территорий. Новые палеоботанические данные несомненно позволят уточнить, как совершался этот процесс, а также значение обычных миграций в эволюции форм.

ЛИТЕРАТУРА

Бакшаева В. И. Изменчивость видов ели в Карелии. — В кн.: Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 28—39. — *Берг Р. Л.* Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964, Сб. 3, с. 23—60. — *Бобров Е. Г.* Об особенности флоры эрратической области. — Сов. бот., 1944, № 2, с. 3—20. — *Бобров Е. Г.* История и систематика рода *Picea* A. Dietr. — Нов. сист. высш. раст., 1971, т. 7, с. 5—40. — *Бобров Е. Г.* Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 8, с. 865—879. — *Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с. — *Данилов Д. Н.* Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* Link. — Бот. журн., 1943, т. 28, № 5, с. 191—202. — *Дорофеев П. И.* Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований: Автореф. дис. . . докт. биол. наук. Л., 1964. 43 с. — *Карпов В. Г.*, *Шапошников Е. С.* Еловые леса территории. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983, с. 7—34. — *Кучинский П. А.* Почвенный покров Центрального лесного заповедника. — Тр. Центр.-лесн. заповед., 1937, вып. 2, с. 21—86. — *Мамаев С. А.* О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости. — В кн.: Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений: Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1969, вып. 64, с. 3—38. — *Мамаев С. А.*, *Некрасов М. С.* Изменчивость шишек ели в лесах Среднего Урала. — В кн.: Материалы по внутривидовой изменчивости и систематике растений: Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1968, вып. 60, с. 55—70. — *Миняев Н. А.*, *Конечная Г. Ю.* Флора Центрально-лесного государственного заповедника. Л.: Наука, 1976. 104 с. — *Нейштадт М. И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 403 с. — *Парфенов В. И.* Новые для флоры Белоруссии биологические формы ели обыкновенной. — ДАН БССР, 1964а, т. 8, № 3, с. 188—191. — *Парфенов В. И.* Исследование еловых лесов и внутривидовой изменчивости ели обыкновенной на юге ареала: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Минск, 1964б. 26 с. — *Парфенов В. И.* О внутривидовой систематике *Picea abies* (L.) Karst. — Нов. сист. высш. раст., 1971, т. 8, с. 4—11. — *Правдин Л. Ф.* Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с. — *Соболев А. Н.*, *Фомичев А. В.* Плодоношение лесных насаждений. — Изв. Имп. лесн. ин-та, 1908, Приложение к вып. 18 с. — *Сукачев В. Н.* Лесные породы. Систематика, география и фитосоциология их. Ч. 1. Хвойные. М.: Новая деревня, 1928, вып. 1. 80 с. — *Сукачев В. Н.* История растительности СССР во время плейстоцена. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 183—234. — *Тимофеев-Рессовский Н. В.*, *Яблоков А. В.*, *Глотов Н. В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с. — *Чертовской В. Г.* Еловые леса европейской части СССР. М.: Лесная пром-сть, 1978. 176 с. — *Юркевич И. Д.*, *Парфенов В. И.* К вопросу о систематике *Picea abies* (L.) Karst. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1967, вып. 64, с. 41—48. — *Anderson E.* Introgressive hybridisation. N. Y.: Wiley, 1949. 109 p. — *Priehäusser G.* Die Fichten-Variotionen und Kombinationen des Baver. Waldes nach phänotypischen mit Bestimmungsschlussel. Forstwiss, 1958, Cbl. 77, S. 151—171. — *Schmidt-Vogt H.* Die Fichte. Hamburg; Berlin: Payl Parey, 1977, Bd 1. 647 S.

Центрально-лесной биосферный
государственный заповедник Госагропром СССР,
Калининская обл.

Получено 23 IV 1985.

УДК 582.675 : 631.547.1 : 581.48

Бот. журн., т. 72, № 2

**М. Г. Николаева, Т. В. Далецкая, Л. М. Поздова,
М. В. Разумова, В. Л. Тихонова**

УСЛОВИЯ ПРОРАСТАНИЯ ПОКОЯЩИХСЯ СЕМЯН ВИДОВ РОДА *TROLLIUS* (*RANUNCULACEAE*) И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ РЕДКИХ И НУЖДАЮЩИХСЯ В ОХРАНЕ РАСТЕНИЙ

M. G. NIKOLAEVA, T. V. DALETSKAYA, L. M. POZDOVA, M. V. RASUMOVA, V. L. TIKHONOVA. GERMINATION CONDITIONS OF DORMANT SEEDS OF THE GENUS *TROLLIUS* (*RANUNCULACEAE*) SPECIES AND SOME OTHER RARE SPECIES, REQUIRING PROTECTION

Исследованы условия нарушения покоя и возможность ускоренного проращивания семян 15 редких, нуждающихся в охране видов: 11 видов рода *Trollius* (*Ranunculaceae*) и *Lunaria rediviva* (*Brassicaceae*), *Campanula latifolia* (*Campanulaceae*), *Primula veris* (*Primulaceae*), *Polygonum bistorta* (*Polygonaceae*). Установлено, что у всех видов семена находятся в более или менее глубоком физиологическом покое, для нарушения которого необходима холодная стратификация в течение 3—5 мес (у *T. asiaticus* — до 11 мес). Обработка семян гиббереллином в концентрации от 100 до 1000 мг/л (в зависимости от вида) ускоряет выход семян из покоя при 0—3 °С и вызывает их прорастание в тепле в течение 1—4 недель. Применение в качестве растворителя для гиббереллинов диметилсульфоксида несколько усиливает эффект обработки гормоном у части видов, но у купальницы снижает его. Обработка семян кинетином, тиомочевиной и диметилсульфоксидом в отдельности не дали положительного результата.

Важными задачами охраны редких и исчезающих растений является увеличение их численности в местах естественного обитания или в питомниках, а также создание банка их геномов. Для культурных растений одним из видов такого банка являются основанные в разных странах хранилища семян. Организация хранилищ семян необходима также для дикорастущих видов, и в первую очередь для растений, численность которых в силу разных причин сокращается. Успешное решение поставленных задач осложняется недостаточным знанием биологии семян большинства этих растений. В частности, для быстрого установления качества закладываемых на хранение семян и контроля за сохранением их жизнеспособности первостепенное значение приобретает поиск условий быстрого проращивания. Сложность работ по проращиванию связана с тем, что семена большинства дикорастущих растений умеренного климата после созревания находятся в состоянии покоя, для преодоления которого необходима чаще всего длительная предпосевная подготовка. В настоящее время накопились сведения об условиях нарушения покоя семян значительного числа видов (Николаева и др., 1985) и появляется все больше данных о способах сокращения времени предпосевной подготовки покоящихся семян с помощью различных физических и химических воздействий. Тем не менее в отношении очень многих видов таких сведений нет. Естественно, что изучение условий нарушения покоя и возможности ускорения прорастания семян видов, занесенных в «Красную книгу СССР», а также других, нуждающихся в охране в тех или иных регионах СССР, является весьма актуальной задачей.

Материал и методика

Исследовали условия проращивания семян травянистых растений из числа редких, нуждающихся в охране видов: 11 видов рода *Trollius* L. (*Ranunculaceae*) и *Lunaria rediviva* L. (*Brassicaceae*), *Primula veris* L. (*Primulaceae*), *Polygonum bistorta* L. (*Polygonaceae*) и *Campanula latifolia* L. (*Campanulaceae*). Семена 10 видов рода *Trollius* были собраны с растений, интродуцированных в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) и на опытной станции Отрадное, расположенной на Карельском перешейке, а семена *T. europaeus*, кроме того, как и семена остальных видов, собраны в природных ценопопуляциях Подмосковья. Проращивание проводили после 3—6 мес сухого хранения семян сбора 1983 и 1984 гг.

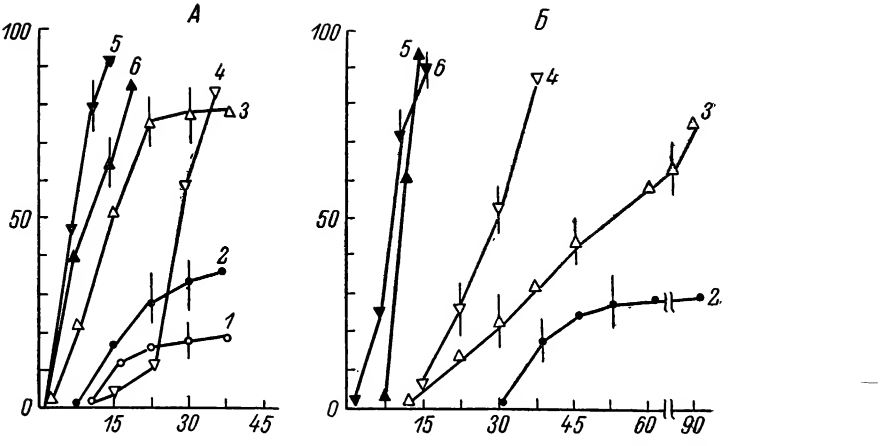
Возможность стимуляции прорастания семян различными гормональными и негормональными обработками определяли с учетом уже имеющихся сведений по биологии прорастания семян указанных видов, с одной стороны, и имеющимся количеством семян, — с другой.

Семена обрабатывали кинетином (К, 50, 500 мг/л), гиббереллинами ($ГК_3$ и(или) $ГК_{4+7}$, 50—1000 мг/л), либо сначала $ГК_3$, а затем К. Гормоны использовали в водном растворе или в 2, 10 и 20 %-ном диметилсульфоксиде (ДМСО), причем для контроля испытывали действие ДМСО отдельно. Наряду с этим семена некоторых видов дополнительно обрабатывали 1—2 %-ным водным раствором тиомочевины (ТМ), а семена *Polygonum bistorta* выдерживали перед обработкой гормонами в течение 2 мин в концентрированной серной кислоте. Обработку семян проводили при 18—20 °С в течение 2 сут. При обработке несколькими веществами семена находились в растворе каждого по 2 сут. Обработанные и контрольные семена проращивали при разных температурных условиях (0—3, 9—10 и 18—20 °С) в чашках Петри на свету или в темноте.

Результаты и обсуждение

Сведения об условиях прорастания семян видов рода *Trollius* очень скудны и касаются только трех видов (*T. asiaticus*, *T. europaeus*, *T. ledebourii*). Сообщается, что в тепле семена этих видов практически не прорастают, для нарушения их покоя нужна холодная стратификация. С помощью двухэтапной стратификации и последующего проращивания в тепле удалось сократить длительность предпосевной подготовки семян *T. asiaticus*, обработка семян $ГК_3$ или $ГК_{4+7}$ улучшала их прорастание в тепле (Kallio, Piiroinen, 1959; Дюрягина, Нейфельд, 1979; Лубягина, 1980; Hepher, Roberts, 1985).

Мы установили, что бо́льшая часть семян купальницы европейской *T. europaeus* выходит из состояния покоя за 4 мес стратификации при 0—3°, а у семян



Прорастание семян видов рода *Trollius* при 20 °С в зависимости от обработки ГК$_3$ разной концентрации.

А — *Trollius europaeus* (*1—4*) и *T. laxus* (*5, 6*); *Б* — *T. asiaticus* (*2—4*) и *T. altaicus* (*5, 6*). ГК$_3$, мг/л: *1* — 50; *2* — 100; *3, 5* — 500; *4, 6* — 1000. *На оси ординат* — прорастание, %; *на оси абсцисс* — длительность прорастания, сут.

T. asiaticus (жарки́) при этой температуре прорастание растягивается на период до 11 мес. При колебании температуры от 0 до 5° семена купальницы европейской также прорастают в течение 13 мес. Применение двухэтапной стратификации (1, 2 и 3 мес при 18—20, затем при 0—3°) не способствовало сокращению времени пребывания семян купальницы европейской на холоде до начала их прорастания.

Обработка семян К (50 и 500 мг/л) и ТМ (1 %-ной) отдельно и совместно и ДМСО (2, 10 и 20 %-ном) также не ускорила прорастания семян обоих видов купальницы ни в тепле, ни на холоде. ГК$_3$ оказала чрезвычайно сильное действие, вызвав без стратификации быстрое и полное прорастание в тепле, однако такой эффект у обоих видов был получен только при использовании достаточно высокой концентрации ГК$_3$ (500 и 1000 мг/л) (см. рисунок). Попытки усилить действие ГК$_3$, применяя в качестве растворителя ДМСО, а также при помощи дополнительной обработки семян К дали отрицательные результаты. Обработка семян ГК$_3$ в концентрации 100 и 500 мг/л в 10 и 20 %-ном ДМСО значительно снизила стимулирующее действие гормона на семена жарков и вызвала массовую гибель семян купальницы европейской. К снижению действия ГК$_3$ привела и последующая обработка семян К (500 мг/л).

Изучение условий прорастания семян 9 других видов купальницы показало, что все они также характеризуются глубоким физиологическим покоем и в тепле не прорастают (табл. 1). Только у 3 видов (*T. chinensis*, *T. laxus* и *T. yunnanensis*) некоторая часть семян прорастала в течение 1 мес при 18—20°. Для полного прорастания семян всех видов необходима длительная (3.5—5 мес) стратификация при 0—3°; 50 % семян прорастали за 3—4 мес, а семена *T. asiaticus* — не менее чем за 7 мес.

Обработка ГК$_3$ в концентрации 500 и 1000 мг/л вызывала в тепле энергичное и полное прорастание семян почти всех видов; при этом 50 % семян прорастало в течение 5—20 сут, только семенам жарков требовалось 30—50 сут в зависимости от концентрации ГК$_3$.

Значительно слабее ГК$_3$ действовала на прорастание семян на холоде. При 0—3° ГК$_3$ практически не вызывает стимуляции прорастания семян большинства видов. Лишь у семян *T. apertus*, *T. laxus* и *T. dschungaricus* под влиянием ГК$_3$ наблюдалось ускорение или повышение процента прорастания. Следует указать, что у *T. dschungaricus*, *T. pulcher* и *T. ranunculinus* в тепле загнивало большое количество семян, как необработанных, так и обработанных ГК$_3$. Это, по-видимому, не связано с их низкой жизнеспособностью, так как при 0—3° гниение не наблюдалось, а обработка ГК$_3$ способствовала прорастанию всех семян.

ТАБЛИЦА 1

Прорастание семян видов рода *Trollius* при разной температуре в зависимости от действия ГК$_3$ (500 мг/л)

Вид	18—20°				0—3°			
	вода		ГК$_3$		вода		ГК$_3$	
	время до 50 %, сут	конечное, %	время до 50 %, сут	конечное, %	время до 50 %, сут	конечное, %	время до 50 %, сут	конечное, %
T. altaicus C. A. Mey.	0	0	10	87±7	105	84±4	100	84±4
T. apertus Perf. ex Igoschina	0	0	7	95±4	120	84±4	77	94±2
T. asiaticus L.	0	0	50 30 [1]	78±3 88±5	220	78±5	190	82±4
T. chinensis Bunge	30 [2]	19±2	5	95±2	87	88±4	70	98±0
T. dschungaricus Regel	0	0 [3]	15 [2]	32±3 [3]	120 [2]	86±2	90 [1]	93±3
T. europaeus L.	0	0	14	78±3	112	76±3	112	75±6
T. laxus Salisb.	20 [2]	20±0	7	92±4	150 [2]	40±6	90	97±2
T. pulcher Makino	0	0 [3]	20	50±4 [3]	120	90±3	95 [1]	96±0
T. ranunculinus (Smith) Stearn	0	0 [3]	17	64±4 [3]	140	90±2	150	97±2
T. riederianus Fisch. et Mey. [4]	0	0	10	73±5	110	67±0	120	58±3
T. yunnanensis (Franch.) Ulbr.	30	63±3	7	86±2	98	80±0	77	78±2

Проращивали по 50 шт в 2—4 повторностях, кроме [4], где брали по 15 шт в 2 повторностях. [1] ГК$_3$ 1000 мг/л. [2] Время (сут) до максимального прорастания. [3] Большой процент загнивания. [4] Семена после 2 лет хранения.

У ряда видов купальницы более подробно изучено прорастание семян в различных температурных условиях. Из четырех изученных видов только у купальницы европейской часть семян могла выходить из состояния покоя без обработки ГК$_3$ при 5—6°, но не выше, причем прорастание длилось более года. Семена остальных видов не прорастали ни при 5—6°, ни при более высокой температуре. Обработка ГК$_3$, как правило, сильнее действовала при более высокой температуре (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Прорастание семян видов рода *Trollius* при разной температуре под влиянием обработки ГК$_3$ (500 мг/л)

Вид	Время (сут) до прорастания 50 % семян при температуре (°С)				
	28	18—20	9—10	5—6	0—3
T. altaicus	—	10	—	84	100
T. asiaticus	15	50	357	357	190
T. europaeus	17	14	25	112	112
T. ranunculinus	—	17	52	50	120

Примечание. Опыт проводили в 3 повторностях по 50 семян.

Таким образом, семена исследованных видов рода *Trollius* находятся в глубоком физиологическом покое и нуждаются для своего прорастания в стратификации при температуре не выше 3° в течение различного времени у разных видов, но не менее 3.5 мес. Вопреки существовавшим представлениям (Николаева, 1962) о том, что ГК$_3$ снимает только неглубокий покой, семена многих видов рода *Trollius*, несмотря на состояние глубокого покоя, под влиянием ГК$_3$ прорастают в тепле без всякой стратификации. Большинство представителей сем. *Ranunculaceae* характеризуется недоразвитием зародыша. Известно, что ГК$_3$ стимулирует развитие зародыша, заменяя или сокращая теплый этап стратификации, не способствуя, однако, выходу из физиологического покоя. И только у семян трех дальневосточных видов аралии обработка ГК$_3$ заменяла необходимость холодной стратификации, стимулируя как развитие зародыша, так и прорастание семян в тепле (Николаева и др., 1972). Не исключено, что действие ГК$_3$ на семена представителей рода *Trollius* сходно с ее действием на семена аралии.

Были исследованы также условия прорастания семян некоторых других видов, находящихся под региональной охраной, и разработаны способы его ускорения.

Лунник оживающий *Lunaria rediviva* как вид с сокращающейся численностью особей занесен в «Красную книгу СССР». Для нарушения покоя его семян рекомендуется стратификация при 4° в течение 3 мес (Муйжарая и др., 1983; Николаева и др., 1985), при 18—20° они не прорастают. Полученные нами данные показали, что для прорастания семян исследованного образца этого вида потребовалась более длительная стратификация: за 8 мес проросло около 50 % семян. Повышение температуры до 5° удлинило период стратификации и значительно (до 10 %) уменьшило число проросших семян. Различия в сроках стратификации могут указывать на большую вариабельность глубины покоя семян лунника оживающего в зависимости от условий их формирования, а может быть, и хранения. Попытки сократить время пребывания семян при 0—3° с помощью ГК$_3$ (100 и 500 мг/л) успеха не имели. Однако обработка этим гормоном способствовала прорастанию части семян в тепле (табл. 3). Наиболее успешно семена прорастали после обработки их ГК$_3$ (500 мг/л) в 10 %-ном ДМСО. На обработку К семена этого вида реагировали очень слабо.

ТАБЛИЦА 3

Прорастание семян (%) *Lunaria rediviva* и *Campanula latifolia* при 18—20° под влиянием обработки гормонами (мг/л) в водных растворах и в растворах ДМСО (%)

Время наблюдения, сут	ГК$_3$ 100	ГК$_3$ 500	ГК$_3$ 100 в ДМСО 20	ГК$_3$ 100 в ДМСО 10	ГК$_3$ 500 в ДМСО 20	ГК$_3$ 500 в ДМСО 10	К 500	К 500 в ДМСО 20
				L. rediviva[1]				
30	11±2	18±3	0	13±0	0	31±6	7±0	0
60	18±4	33±4	0	25±2[2]	15±2	51±2	11±6	0
				C. latifolia[3]				
10	0	11±1	—	—	—	9±1	—	—
30	57±7	99±1	—	—	—	91±1	—	—

[1] Опыт проводили в 3 повторностях по 15 шт. [2] Проростки нежизнеспособны. [3] Опыт проводили в 3 повторностях по 50 шт.

Колокольчик широколистный *Campanula latifolia* взят под региональную охрану в местах своего ареала, внесен в «Красную книгу БССР». Согласно предварительным наблюдениям, его семена в темноте не прорастают ни в тепле, ни после холодной стратификации. Часть семян (55—65 %) прорастала в течение 7 мес при переменном температурном режиме 30/0—5°. Несмотря на имеющиеся данные о том, что семена некоторых видов колокольчика светочувствительны (Николаева и др., 1985), в наших опытах семена *Campanula latifolia* на свету (600 лк) при 18—20° не прорастали. Обработка семян ГК$_3$ (500 мг/л), растворенной в воде или в 10 %-ном ДМСО, вызывала их быстрое прорастание в этих условиях. Уменьшение концентрации ГК$_3$ до 100 мг/л задерживало прорастание (см. табл. 3), а обработка семян раствором 10 мг/л вызывала прорастание только единичных семян. Дополнительная обработка семян 2 %-ной ТМ полностью сняла стимуляцию, вызванную обработкой ГК$_3$.

Первоцвет весенний *Primula veris* и горец змеиный *Polygonum bistorta* — сокращающиеся в численности виды, взяты под охрану в ряде областей европейской части СССР. Семена первоцвета весеннего наиболее успешно выходят из покоя под влиянием стратификации при 9—10° (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Прорастание семян (%) *Primula veris* при разной температуре под влиянием обработки ГК$_3$ и ГК$_{4+7}$ 250 мг/л в 20 %-ном ДМСО

Температура, °С	Время наблюдения, сут	Вода	ГК$_3$	ГК$_3$ в ДМСО	ГК$_{4+7}$	ГК$_{4+7}$ в ДМСО
0—3	55	0	16±0	0	0	13±3
	65	3±0	55±9	34±9	0	39±4
	75	53±3	85±5	77±0	0	76±3
	90	84±0	92±1	85±1	0	89±1
9—10	20	0	12±0	27±2	0	0
	40	35±10	97±2	98±3	74±4	78±3
	60	82±4	—	—	90±4	90±2
18—20	10	0	28±1	30±2	0	9±1
	20	0	57±3	81±3	23±9	74±3
	30	0	68±4	84±3	32±14	80±3

Примечание. Опыты проводили в 3 повторностях по 50 шт.

Снижение температуры до 0—3 и 0—5° значительно замедляет выход семян из покоя. Обработка ГК$_3$ (250 мг/л), растворенной в воде или в 20 %-ном ДМСО, ускоряет выход семян из покоя при 9—10 и 0—3° и способствует быстрому и дружному прорастанию при 18—20°, в то время как необработанные семена при этой температуре не прорастают. Кроме ГК$_3$, было испытано также действие ГК$_{4+7}$ в той же концентрации. Водный раствор этих гиббереллинов в отличие от ГК$_3$ не только не стимулирует, но даже задерживает прорастание семян при 0—3 и 18—20°. Однако обработка раствором ГК$_{4+7}$ в ДМСО вызвала столь же сильную стимуляцию прорастания, как и обработка ГК$_3$. Введение в обработку 2 %-ной ТМ привело к торможению прорастания при всех испытанных температурах.

Наиболее сложная обработка потребовалась для семян горца змеиного (табл. 5). Интактные семена при 9—10 и 18—20°, а также при переменном температурном режиме (30/0—5°) практически не прорастали. При 30° 50 % семян проросли в течение 10 мес. Выдерживание семян на холоде (0—3°) также не спо-

ТАБЛИЦА 5

Прорастание семян (%) *Polygonum bistorta* при разной температуре под влиянием обработки ГК$_3$ и ГК$_3$ 250 мг/л в 20 %-ном ДМСО

Температура, °С	Время наблюдения, сут	Вода	H_2SO_4	H_2SO_4 + ГК$_3$	ГК$_3$ в ДМСО	H_2SO_4 + ГК$_3$ в ДМСО
0—3	20	0	9±3	29±2	7	32
	35	22±0	21±1	47±7	40	80
	50	30±0	28±2	69±9	71	93
	100	40±2	53±0	86±1	87	—
9—10	5	Единично	13±6	40±6	0	3
	15	»	31±4	50±4	0	60
	35	»	33±3	53±4	12	71
18—20	5	»	7±0	32±6	Единично	3
	15	»	22	76±1	»	75
	20	»	22	81±3	»	75

Примечание. Опыты проводили в 3 повторностях по 50 шт.

собствовало их быстрому прорастанию. Скарификация семян концентрированной серной кислотой в течение 2 мин вызывала небольшое прорастание при 18—20, несколько более значительное — при 9—10 и наиболее сильное — при 0—3°. Сочетание скарификации с обработкой ГК$_3$, растворенном в воде и особенно в ДМСО, резко стимулировало прорастание семян при всех температурах. Более того, обработка ГК$_3$ в 20 %-ном ДМСО значительно повысила всхожесть семян (87 %) на холоде даже без предварительной скарификации.

Полученные данные свидетельствуют о том, что для семян всех исследованных видов характерен разный по глубине физиологический покой, для нарушения которого необходима длительная холодная стратификация. У семян горца змеиного дополнительное тормозящее действие оказывает околоплодник. Семена всех видов чувствительны к ГК$_3$, обработка которой ускоряет выход семян из покоя и стимулирует их прорастание в тепле. Применение в качестве растворителя для ГК ДМСО несколько усиливает действие гормона на семена лунника оживающего и горца змеиного, но у семян видов купальницы снижает его стимулирующее действие. К, ТМ и чистый раствор ДМСО ни в одном из опытов не дали положительного результата.

Таким образом, в результате проведенной работы установлены оптимальные условия проращивания семян исследованных видов и найдены способы ускорения их прорастания с помощью обработки гиббереллинами в сочетании с другими факторами, что необходимо для оценки посевного качества семян при закладке их на длительное хранение.

Показано, что с помощью двухдневной обработки ГК$_3$ семян 8 видов купальницы можно обеспечить их полное прорастание в течение 5—30 сут при 18—20° вместо 3.5—7 мес холодной стратификации. У трех видов купальницы семена в тепле загнивали, поэтому после обработки ГК$_3$ их рекомендуется проращивать при 0—3°. У семян колокольчика широколистного, первоцвета весеннего и горца змеиного с помощью такой обработки также можно определить всхожесть в течение 5—30 сут. Более длительный период (60 сут) необходим для прорастания семян лунника оживающего. Следует иметь в виду, что условия прорастания покоящихся семян как исследованных, так, вероятно, и других видов зависят от условий формирования и степени зрелости семян, что требует углубленного изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Дюрягина Г. П., Нейфельд Э. Я. Прорастание семян дикорастущих тувинских растений. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1979, вып. 114, с. 73—78. — *Лубягина Н. П.* Интродукция неморальных реликтов черневой тайги в искусственно создаваемый фитоценоз как один из путей их сохранения: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Новосибирск, 1980. 18 с. — *Муйжарая Э. Я., Плаудис А. А., Казака Р. М., Лимбена Р. Э.* Семенное размножение редких видов растений в национальном парке «Гауя» с целью сохранения генофонда флоры. — В кн.: Охрана флоры речных долин в Прибалтийских республиках. Рига, 1983, с. 86—88. — *Николаева М. Г.* Роль гиббереллина в нарушении покоя семян. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 12, с. 1823—1835. — *Николаева М. Г., Грушвицкий И. В., Богданова В. М.* Условия прорастания семян дальневосточных видов сем. Аралиевых и роль гиббереллина в нарушении их покоя. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 9, с. 1082—1096. — *Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с. — *Hepher A., Roberts J. A.* The control of seed germination in *Trollius ledebouri*: the breaking of dormancy. — Planta, 1985, vol. 166, N 3, p. 314—320. — *Kallio P., Piiroinen P.* Effect of gibberellin on the termination of dormancy in some seeds. — Nature, 1959, vol. 183, N 4678, p. 1830—1831.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Всесоюзный институт охраны природы и заповедного дела,
Москва.

Получено 3 III 1986.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

В. А. Николаев, Н. И. Стрельникова

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СТРУКТУРЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *COSCINODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

V. A. NIKOLAEV, N. I. STRELNIKOVA. NEW DATA ON THE STRUCTURE AND SYSTEMATIC POSITION OF SOME SPECIES OF THE GENUS *COSCINODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

С помощью СЭМ изучены четыре вида рода *Coscinodiscus*. Новые данные по морфологии створок позволили отнести виды к другим родам. Приведено обоснование новых комбинаций.

В позднемеловых (кампанских) отложениях СССР известны 9 видов рода *Coscinodiscus* Ehr. (Стрельникова, 1974): *C. symbolophorus* Grunow, 1884; *C. wittianus* Pant., 1903; *C. dissonus* Schulz, 1935; *C. dissoniformis* Streln., 1965; *C. solidus* Streln., 1971; *C. sibiricus* Streln., 1971; *C. mutabilis* Streln., 1974; *C. centroaculeatus* Streln., 1974; *C. polymorphus* Streln., 1971.

Морфологическое строение створок первых четырех видов изучено с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), что позволило изменить их систематическое положение.

Род *Coscinodiscus* описал C. Ehrenberg (1838 : 129) из миоценовых отложений США. Типовой вид рода — *C. lineatus* Ehrenberg (1838, 1841) G. Hasle и G. Fryxell (1977) перевели в род *Thalassiosira* Cleve. В качестве лектотипа R. Ross и P. Sims (1973 : 103) предложили *C. argus* Ehr.

По данным S. Van Landingham (1968), род *Coscinodiscus* объединяет около 400 видов. Из этого числа с помощью СЭМ изучено менее 100 видов. По современным представлениям (Ross, Sims, 1973; Fryxell, Hasle, 1974; Simonsen, 1979), этот род характеризуется следующими признаками: клетки одиночные, панцирь дисковидный или линзовидный с укороченной первальварной осью, ареолы локулярные с велумом на наружной поверхности створки и фораменом на внутренней, лабиатные выросты расположены кольцом по краю створки.

R. Simonsen (1979) разделил род *Coscinodiscus* на 3 морфологические группы, которые, по его мнению, могут представлять собой самостоятельные таксоны. Группа A объединяет виды с краевым кольцом одинаковых лабиатных выростов и одним выростом около центра створки (например, *C. elegantus* Grev., *C. nodulifer* A. S., *C. africanus* Janich, *C. crenulatus* Grun.). Эти виды восстановлены в самостоятельный род *Azpeitia* M. Per. (Fryxell e. a., 1985), который филетически связан с сем. *Hemidiscaceae* Hendey.

В группе B виды имеют краевое кольцо лабиатных выростов, среди которых обычно 2 выроста более крупных, чем остальные, и они расположены относительно друг друга под углом 100—130° (например, *Coscinodiscus concinnus* W. Sm., *C. gigas* Ehr., *C. asteromphalus* Ehr.). Эти виды и составляют, вероятно, собственно род *Coscinodiscus*.

Группа C характеризуется краевым кольцом одинаковых мелких лабиатных выростов — это *C. argus* Ehr., *C. marginatus* Ehr., *C. dubius* Rattr. Данную группу видов с плохо развитыми внутренними частями лабиатных выростов, вероятно, и можно считать наиболее примитивной. Ее, видимо, следует также выделить в самостоятельный род.

При изучении с помощью СЭМ некоторых меловых видов рода *Coscinodiscus* выявлено, что они имеют иное строение и поэтому не соответствуют современному пониманию этого рода.

Ниже приводятся новые данные по морфологии створок диатомей, определяющие необходимость таксономических перекомбинаций.

1. *Coscinodiscus symbolophorus* Grun. В. А. Николаев (1983) отнес к роду *Symbolophora* Ehr. и разделил его на 2 самостоятельных близких вида: *S. microtrias* Ehr. и *S. ehrenbergii* Nikolaev. Последний вид объединяет меловых и палеогеновых представителей. Вид характеризуется локулярными ареолами с крибрумом на наружной поверхности створки. Один лабиатный вырост расположен в центре створки; на ее наружной поверхности он имеет удлиненную щель, а на внутренней — сплющенную в виде треугольника трубку с широким основанием и щелью, обращенной к центру створки (см. таблицу, *1*). Видимо, к роду *Symbolophora* следует отнести и *Coscinodiscus sibiricus* Streln. (Стрельникова, 1971, с. 44, табл. II, *1—4*; 1974, с. 64, табл. XI, *1—4*), который пока с помощью СЭМ не исследован, но, судя по данным световой микроскопии (СМ), он, вероятно, имеет один центральный вырост.

2. *Coscinodiscus wittianus* Pant. в некоторых работах (Weisse, 1854; Witt, 1886; «Диатомовый анализ», кн. 2, 1949; Кротов, Шибкова, 1961; Жузе, 1963; Парамонова, 1964; Стрельникова, 1974) ошибочно идентифицирован с *C. lineatus* Ehr. Исследование с помощью СЭМ позднемеловых и палеоценовых форм *C. wittianus* (Николаев, 1984) показало, что у них локулярные ареолы с крибрумом на внутренней поверхности створки, а в центре створки — кольцевидный вырост (см. таблицу, *2—5*). Эти морфологические особенности позволили выделить вид *C. wittianus* в самостоятельный род *Thalassiosiropsis* Hasle (Hasle, Syvertsen, 1985).

3. *Coscinodiscus dissonus* Schulz (1935, p. 387, tab. 1, f. 5) и *C. dissoniformis* Streln. (Стрельникова, 1965, с. 34, табл. IV, *3*, *4*; табл. V, *1*, *2*) изучены с помощью СЭМ. Полученные данные свидетельствуют, что у этих видов ареолы локулярные со сплошным крибрумом на внутренней поверхности створки, образованным радиальными рядами крибральных пор. По краю створки имеется кольцо очень мелких лабиатных выростов, и иногда отдельные выросты разбросаны по всей поверхности створки (см. таблицу, *6—8*). Таким образом, от рода *Coscinodiscus* (sensu Simonsen, 1979) эти 2 вида отличаются строением ареол и расположением лабиатных выростов. Эти черты сближают данные формы с родом *Pyxidicula* Ehr.

Проведенное с помощью СЭМ изучение видов рода *Pyxidicula* — *P. weyprechtii* Grun. по материалам из палеоценовых отложений Ульяновской обл. и *P. cruciata* Ehr. (см. таблицу, *9*) из эоценовых отложений Воронежской обл. и Бермудских островов — свидетельствует о большом морфологическом сходстве обсуждаемых видов. Это сходство проявляется в форме панциря, строении ареол, форме и расположении лабиатных выростов, что дает аргументированную основу для переноса *Coscinodiscus dissonus* и *C. dissoniformis* в род *Pyxidicula*.

Pyxidicula dissonus (Schulz) Streln. et Nikolaev comb. nov.

Створки сильно выпуклые, полусферические, 25—200 мкм в диам. Ареолы локулярные с наружным фораменом, который немного меньше диаметра камеры. Крибрум сплошной с радиально расположенными крибральными порами. Лабиатные выросты образуют неправильное кольцо по загибу створки и редко расположены по всей створке. Наружу вырост открыт ромбическим полым шипом, а внутрь створки — короткой щелью с валиковидным утолщением по краю. Край створки гиалиновый, 2—3 мкм шир.

Морской вымерший вид, характерный для позднемеловых отложений Пензенской обл., восточного склона Урала. Вне СССР — сенон, Гданьская бухта (Польша).

f. *dissonus*

Basionymum: *Coscinodiscus dissonus* Schulz (1935, Bot. Arch., Bd 37, Hf 3, S. 387, Taf. 1, 3) (Стрельникова, 1974, с. 61, табл. VIII, *14*, *15*).

Ареолы крупные, 1—1.5 в 10 мкм, полигональные плотносомкнутые, расположены свободно. Крибральных пор 3—4 ряда в 1 мкм (см. таблицу, *6—8*).

f. *dissoniformis* (Streln.) Streln. et Nikolaev comb. nov.

Basionymum: *Coscinodiscus dissoniformis* Streln. (Стрельникова, 1965, с. 34, табл. IV, *3*, *4*; табл. V, *1*, *2*).

Створки 30—70 мкм в диам. Ареолы мелкие, 3—5 в 10 мкм, неодинаковые по размеру, расположены свободно в центре и с тенденцией к образованию концентрических рядов у края створки.

Обе формы встречаются вместе.

В результате изучения с помощью СЭМ 4 видов рода *Coscinodiscus* — *C. symbolophorus* (=*Symbolophora ehrenbergii* Nikolaev), *C. wittianus* (=*Thalassiosiropsis wittiana* (Pant.) Hasle); *C. dissonus* (=*Pyxidicula dissonus* (Schulz) Streln. et Nikolaev f. *dissonus*); *C. dissoniformis* (=*Pyxidicula dissonus* f. *dissoniformis* (Streln.) Streln. et Nikolaev — из меловых отложений установлено, что они не являются видами этого рода. На основании данных СМ можно предположить, что *C. solidus* (Стрельникова, 1974), возможно, соответствует современному пониманию рода *Coscinodiscus*. Принадлежность редко встречающихся видов *C. centroaculeatus*, *C. polymorphus* и *C. mutabilis* к роду *Coscinodiscus* может быть подтверждена или опровергнута только после их изучения с помощью СЭМ.

ЛИТЕРАТУРА

Диатомовый анализ, кн. 2. Л.: Гостоптехиздат, 1949. 238 с. — *Жузе А. П.* Тип *Bacillariophyta* (*Centricae*). — В кн.: Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 55—122. — *Кротов А. И.*, *Шибкова К. Г.* Комплексы диатомовых и кремневых жгутиковых водорослей в верхнемеловых, палеогеновых и неогеновых отложениях восточного склона Урала и Зауралья. — Матер. по геолог. и полезным ископаемым Урала. М.: Госгеолиздат, 1961, вып. 9, с. 191—249. — *Николаев В. А.* О роде *Symbolophora* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1123—1128. — *Николаев В. А.* О значении строения ареол для таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 8, с. 1040—1046. — *Парамонова Н. В.* Материалы по диатомовым водорослям из палеогеновых отложений Западной Сибири. — Тр. ВНИГРИ, 1964, вып. 239, с. 232—247. — *Стрельникова Н. И.* Редкие и новые виды позднемеловых диатомовых водорослей восточного склона Полярного Урала. — Нов. сист. низш. раст., 1965, с. 29—37. — *Стрельникова Н. И.* Новые виды диатомовых водорослей из позднемеловых отложений восточного склона Полярного и Приполярного Урала. — Нов. сист. низш. раст., 1971, т. 8, с. 41—50. — *Стрельникова Н. И.* Диатомовые позднего мела. М.: Наука, 1974. 202 с. — *Ehrenberg C. G.* Über die Bildung der Kreidefelsen und des Kreidemergels durch unsuchtbare Organismen. — Abh. Berl. Akad., 1838, S. 49—147. — *Ehrenberg C. G.* Über noch jetzt zahlreich lebende Thierarten der Kreidebildung und den Organismus der Polythalamien. — Phys. Abh. König. Akad. Wissensch. Berlin. Berlin, 1841, S. 81—174. — *Fryxell G.*, *Hasle G.* *Coscinodiscineae*: some consistent patterns in Diatom morphology. — Beih. 45 zur Nova Hedw., 1974, p. 69—84. — *Fryxell G. A.*, *Sims P. A.*, *Watkins T. P.* The heavily silicified marine diatom genus *Azpeitia* (*Coscinodiscineae*). — J. Phycol., 1985, vol. 21, suppl. to June, p. 8. — *Hasle G.*, *Fryxell G.* The genus *Thalassiosira*: some species with a linear areola array. — Beih. 54 zur Nova Hedw., 1977, p. 15—66. — *Hasle G. R.*, *Syvertsen E. E.* *Thalassiosiropsis*, a new diatom genus from fossil records. — Micropaleontology, 1985, vol. 31, N 1, p. 82—91. — *Ross R.*, *Sims P.* Observation on family and generic limits in the *Centrales*. — Beih. 45 zur Nova Hedw., 1973, p. 97—121. — *Schulz P.* Diatomeen aus senonen Schwammgesteinen der Danziger Bucht. — Bot. Arch., 1935, Bd 37, Hf 3, S. 383—413. — *Simonsen R.* The diatom system: ideas on phylogeny. — Bacillaria, 1979, vol. 2, p. 9—71. — *Van Landingham S. L.* Catalogue of the fossil and recent genera and species of diatoms and their synonyms. Part II. Lehre, 1968. 1086 p. — *Weisse J. F.* Microscopische Analyse eines organischen Polirschiefers aus dem Gouvernement Simbirsk. — Bul. Acad. Imp. Sci., 1854, vol. 2, S. 237—250. — *Witt O.* Über den Polierschifer von Archangelsk—Kurojedovo in Gouvernement Simbirsk. — Verh. Russ. Mineral Ges., 1886, Bd 22, ser. 2, S. 137—177.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский государственный университет.

Получено 10 XI 1985.

УДК 582.26 Бот. журн., т. 72, № 2

И. В. Макарова, Н. И. Ахметова

НОВАЯ РАЗНОВИДНОСТЬ *AMPHORA VENETA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ОЗЕРА БАЛХАШ

I. V. MAKAROVA, N. I. AKHMETOVA. A NEW VARIETY OF *AMPHORA VENETA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE EASTERN PART OF BALKHASH LAKE

Приводится описание новой разновидности *Amphora veneta* var. *balchaschica*, обнаруженной в восточной части оз. Балхаш.

При изучении диатомовых водорослей бентоса оз. Балхаш в течение 1982—1984 гг. (Макарова, Ахметова, 1984, 1985, 1986а, б) мы обнаружили новую для науки разновидность, отнесенную к *Amphora veneta* Kütz. Эта разновидность найдена вместе с другой широко распространенной разновидностью этого вида *A. veneta* var. *subcapitata* (Макарова, Ахметова, 1986б). Ниже приводится описание нового таксона.

Amphora veneta var. balchaschica Makar. et Achmet. var. nov. — Frustula elliptica. Valvae semilunares, extremitatibus haud attenuatis obtuse rotundatis, 68—83.3 mkm longae, 12—13.5 mkm latae (tab., *1—5*); margine dorsali regulariter convexo, umbonibus 1—3 ornato (tab., *1—6*); facie exteriore regulariter convexa. Striae dorso transversaliter, subparallele seriatae, centro rarae, 16—18 pro 10 mkm, ad extremitates 20 pro 10 mkm, ventre breves 22 pro 10 mkm, facie exteriore ex areolis, foraminibus protractis formatae (tab., *6—11*). Raphe subrecta, poris centralibus remotis (*3*, *5*, *10*, *11*), fissuris terminalibus extremitates valvae non attingentibus (*3—9*). Plica axilis aequilata, haud profunde sinuata, sinulis ad extremitates evanescentibus (*7*, *9—11*). Striae dorso prope nodulum centralem nullae, interdum incrassatio calliformis structura plicae axilis adest (*6*, *7*, *10*). Area axilis ventre structura plicae axilis. Valva facie interiore regulariter concava, dorso medio striis rarioribus, incrassationibus costiformibus divisis (*12*, *14*, *17*). Fissurae raphes subindistinctae (*12—16*).

Typus: URSS, RSS Kazachstania, lacus Balchasch, 13 IX 1982, N. I. Achmetova; in Inst. Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Habitatio. In bentho partis boreali—orientalis lacus Balchasch Orientalis, haud raro.

Affinitas. *Amphoram venetam* var. *venetam* structura facierum tam exterioris quam interioris in mentem revocat, sed valvae ambitu ac forma, fissuris raphes terminalibus vix inflexis, facie interiore subindistinatis differt.

Панцирь с пояска эллиптический. Створки полулунные, с неоттянутыми, тупозакругленными концами, 68—83.3 мкм дл., 12—13.5 мкм шир. (см. таблицу, *1—5*). Спинной край равномерно выпуклый, с 1—3 небольшими выпуклинами в его средней части (см. таблицу, *1—6*), брюшной край почти прямой. Наружная поверхность створки равномерно выпуклая. На спинной стороне створки штрихи в поперечных, почти параллельных рядах, в центре разреженные, 16—18 в 10 мкм, у концов 20 в 10 мкм. На брюшной стороне штрихи короткие, 22 в 10 мкм. Штрихи на наружной поверхности створки из ареол с вытянутыми в поперечном направлении фораменами неодинаковой величины, в результате чего образуются продольные волнистые линии (см. таблицу, *6—11*). В средней части спинной стороны иногда вдоль створки проходит полоса, образованная вытянутыми фораменами. Шов почти прямой, центральные поры удалены, слегка загнуты на спинную сторону (*3*, *5*, *10*, *11*), конечные щели не достигают концов створки, загнуты на спинную сторону и огибают осевую складку (*3—9*). Осевая складка на всем протяжении одинаковой ширины, в центре створки непрерывная с неглубокими выемками (ямочками), к концам исчезающими (*7*, *9—11*). На спинной стороне близ центрального узелка штрихи отсутствуют, иногда имеется «наплыв» с такой же структурой, как на осевой складке (*6*, *7*, *10*). Осевое поле на брюшной стороне створки со структурой, как на осевой складке. Внутренняя поверхность створки равномерно вогнутая, в ее средней части на спинной стороне штрихи более редкие, разделенные ребровидными утолщениями (*12*, *14*, *17*). Центральное поле утолщенное, слегка расширено на спинную сторону, центральный узелок в виде слабо выступающего уплощенного выступа (*18*). Щели шва узкие, скрыты между осевыми ребрами (*12—16*). Конечные ветви шва заканчиваются слабо развитой хеликтоглоссой (*15*).

Тип: СССР, КазССР, оз. Балхаш, 13 IX 1982, Н. И. Ахметова. Хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград).

Распространение. В бентосе северо-восточной части Восточного Балхаша, нередко.

Родство. Обнаруживает сходство с типовой разновидностью, особенно в структуре наружной и внутренней поверхностей створок, но отличается от нее очертанием и формой створок, наличием «наплыва» в центральной части наружной поверхности створки, а также конечными щелями шва, загнутыми на спинную сторону и огибающими осевую складку на наружной поверхности, и слаборазвитыми щелями на внутренней поверхности.

Обнаруживает сходство с отдельными экземплярами *A. veneta* var. *veneta*, изображенными F. Schoeman и R. Archibald (1978, fig. 6, 30), которые, по всей вероятности, можно отнести к данной разновидности.

ЛИТЕРАТУРА

Макарова И. В., *Ахметова Н. И.* О таксономии двух видов диатомовых водорослей и их распределении в восточном Балхаше: Тез. докл. VII конф. по споров. раст. Ср. Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1984, с. 260. — *Макарова И. В.*, *Ахметова Н. И.* Новые диатомовые водоросли для озера Балхаш. I, II. — Нов. сист. низш. раст., 1985, т. 22, с. 99—102; 1986а, т. 23, с. 57—64. — *Макарова И. В.*, *Ахметова Н. И.* Новые данные по морфологии и таксономии *Amphora veneta* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1986б, т. 71, № 11, с. 1545—1547. — *Schoeman F. R.*, *Archibald R. E. M.* The diatom flora of southern Africa. — CSIR special Report WAT, 1978, vol. 50, № 4, p. 1—76.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 XII 1985.

УДК 582.738

Бот. журн., т. 72, № 2

Г. П. Яковлев, О. А. Связева

О СИСТЕМАТИКЕ НОВОГО РОДА *SPONGIOCARPELLA* (*FABACEAE*)

G. P. YAKOVLEV, O. A. SVIAZEVA. ON THE TAXONOMY OF THE NEW GENUS *SPONGIOCARPELLA* (*FABACEAE*)

Описан новый род *Spongiocarpella*, близкий к *Caragana* и *Chesneya* (подтриба *Astragalinae*). Он отличается характерной подушковидной жизненной формой и губчатым перикарпием небольших по размеру вальковатых бобов. В роде 9 видов. Часть из них: *S. nubigena*, *S. purpurea*, *S. polystichoides*, *S. grubovii*, *S. spinosa* ранее относились к роду *Chesneya*, остальные: *S. intermedia*, *S. paucifoliolata*, *S. yunnanensis*, *S. potaninii* описаны впервые.

При обработке рода *Chesneya* Lindl. ex Endl. для очередного выпуска «Растений Центральной Азии» мы обратили внимание на несколько морфологически необычных видов из Южного Тибета и Гималаев. Чисто внешнее их своеобразие, выражающееся прежде всего в подушковидной жизненной форме, побудило нас исследовать эту группу, оказавшуюся довольно большой, подробнее.

Результаты сравнительно-морфологического анализа позволяют считать, что подушковидные представители рода *Chesneya* следует выделить в особый, очень естественный род, для которого предлагается название *Spongiocarpella*. Новый род по комплексу особенностей должен быть отнесен к подтрибе *Astragalinae* (Adans.) Benth. трибы *Galegeae* (Bronn) Torr. et Gray, к той группе родов, которая характеризуется перистонервной пластинкой крыльев, несколько горбатой чашечкой, цветоножкой, асимметрично прикрепляющейся к гипантию, а также всегда одногнездными бобами (Polhill, 1981). Эти роды — *Halimodendron*, *Caragana*, *Calophaca* и *Chesneya* — широко известны и вместе с вновь описываемым таксоном образуют в пределах подтрибы весьма естественную группу. Род *Spongiocarpella* ближе всего к родам *Chesneya* и *Calophaca*, но существенно отличается от них рядом морфологических особенностей.

В отличие от травянистых чезней и небольших кустарников калофак все без исключения виды рода *Spongiocarpella* являются подушковидными кустарничками, обитающими либо в альпийских высокогорьях, либо в щебнистых пустынях. Нарастание побегов у этих растений идет очень медленно, но на них всегда сохраняются оси прошлогодних листьев, которые иногда одревесневают и становятся колючими. Плотная подушка образуется главным образом за счет этих неопавших частей сложного листа.

Весьма характерен боб, который у видов нового рода (исследованы бобы 7 видов из 9) относительно небольшой, вальковатый, продолговатый в очертании и первоначально с хорошо заметной губчатой текстурой перикарпия, что послужило основанием для выбора названия таксона. Губчатый перикарпий, как известно, не встречается ни у чезней, ни у калофак, ни у караган, что позволяет легко отличать представителей нового рода от представителей ближайших таксонов. Характерны также одноцветковые соцветия, сидящие в пазухах листьев.

Современное многообразие форм нового рода (сейчас известно 9 видов) связано с Центральноазиатской подобластью Ирано-Туранской области, тогда как близкий род *Chesneya* в целом принадлежит Западноазиатской подобласти. Род *Spongiocarpella* представляет собой особую специализированную ветвь эволюции, очевидно, сформировавшуюся в условиях сино-гималайских высокогорий и отчасти центрально-азиатских пустынь (рис. 1).

Устанавливая новый род, следует оговорить один чисто номенклатурный момент. Высказывается мнение (Р. В. Камелин, личное сообщение), что для обсуждаемого таксона должно быть использовано якобы законное родовое название *Nephelotrophe*, обнародованное А. Бунге (Bunge, 1869) еще в 1869 г. при анализе систематического положения *Astragalus nubigenus* D. Don (базионим типового вида рода *Spongiocarpella*). Мы полагаем, однако, что родовое имя *Nephelotrophe* относится к категории так называемых nomen provisorium и законным считаться не может. Подтверждением сказанному послужит точная цитата из упомянутой работы Бунге (с. 240), которая, как кажется, настолько точно отражает ситуацию, что не требует никаких дополнительных комментариев: (*Astragalus*)[1] «nubigenus Don. Prodr. fl. nep. 245=*Caragana* (vel nov. Genus: *Nephelotrophe*)».

Spongiocarpella Yakovl. et Ulzij. gen. nov. — *Nephelotrophe* Bunge, 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 7, 15, 1 : 240, nom. provisor. — *Oxytropis* sect. *Monanthos* Ulzij. 1971, Бот. журн. 56, 8 : 1149.

Suffruticuli pulviniformes, petiolis persistentibus. Folia impari-, raro paripinnata, stipulis integris vel incisis, petioli basi lateraliter adnatis. Flores in racemis unifloris ex axillis foliorum egredientibus. Calyx tubulosus, tubuloso-campanulatus, interdum suburceolatus, gibbosus, dentibus tubo brevioribus, ei aequilongis vel eo longioribus. Vexillum plerumque obovatum, ungue laminae aequilongo vel ea breviore, in laminam sensim abeunte. Carinae petala longitudinaliter connata; laminae alarum carinaeque ungue sesqui-duplo breviores. Androeceum diadelphum. Stylus ovario multo brevior. Legumen pericarpio spongioso, teres, ambitu oblongum, uniloculare, interdum indistincte transversaliter septatum.

Typus: *S. nubigena* (D. Don) Yakovl.

Affinitas. A generibus ceteris subtribus *Astragalinae* leguminibus unilocularibus pericarpio spongioso, habitu pulviniformi et petiolis persistentibus differt.

Подушковидные кустарнички с сохраняющимися черешками листьев; листья непарно-, редко парно-перистосложные, с цельными или надрезанными прилистниками, латерально прирастающими к основанию черешка. Цветки

---

[1] Вид упомянут в общем списке астрагалов неясного систематического положения.

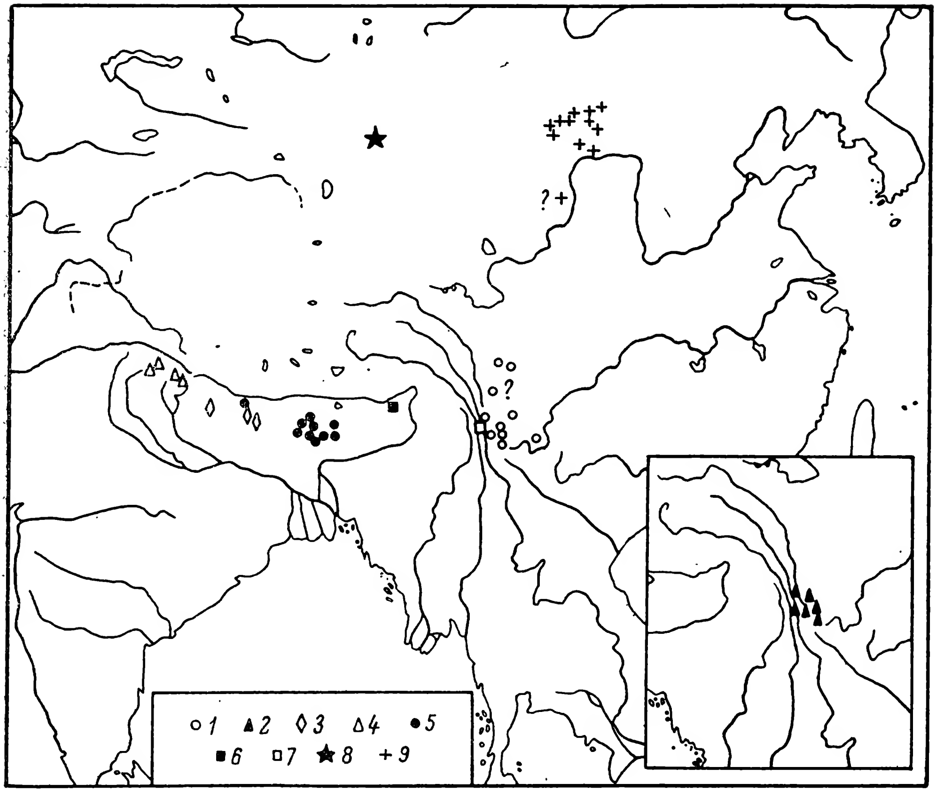


Рис. 1. Распространение видов рода *Spongiocarpella*.

1 — *S. polystichoides*, 2 — *S. yunnanensis*, 3 — *S. nubigena* subsp. *nubigena*, 4 — *S. nubigena* subsp. *kumaoënsis*, 5 — *S. purpurea*, 6 — *S. intermedia*, 7 — *S. paucifoliolata*, 8 — *S. potaninii*, 9 — *S. grubovii*.

в одноцветковых кистях, выходящих из пазух листьев; чашечка трубчатая, трубчато-колокольчатая, иногда слегка кувшинчатая, горбатая, зубцы ее короче, равны или длиннее трубки. Флаг обычно обратнояйцевидный, с ноготком, почти равным или короче пластинки, в которую он постепенно переходит; лепестки лодочки, срастающиеся вдоль киля, пластинка крыльев и лодочки в 1.5—2 раза короче ноготка; андроцей двубратственный; столбик в несколько раз длиннее завязи. Боб с губчатым перикарпием, вальковатый, в очертании продолговатый, одногнёздный, иногда внутри неясно поперечно-перегородчатый.

Тип: *S. nubigena* (D. Don) Yakovl.

Родство. Хорошо отличается от родов подтрибы *Astragalinae* одногнездными бобами с губчатым перикарпием, подушковидной жизненной формой и неопадающими черешками листьев.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листочки в числе 37—41, обычно с краями, черепитчато налегающими друг на друга . . . . *S. polystichoides*.
+ Число листочков не превышает 33 и они, как правило, краями друг на друга не налегают . . . . 2.
2. Листья парно-перистосложные, число листочков 8—12; черешки листьев превращаются в колючки . . . . *S. spinosa*.
+ Листья непарно-перистосложные . . . . 3.
3. Листочки в числе 5—11; прилистники цельные; цветки всегда красные 4.
+ Листочки в числе 13—33; прилистники часто надрезанные; цветки красные или желтые . . . . 5.
4. Цветки длиной 2—2.5 см, чашечка 0.8—1 см; листочки в числе 5—7 . . . . *S. potaninii*.

+ Цветки длиной 2.5—3 см, чашечка 1.2—1.5 см; листочки в числе 7—11 . . . . *S. grubovii*.

5. Цветки желтые . . . . 6.

+ Цветки красные . . . . 8.

6. Цветки крупные, венчик их 2.8—3.5 см дл. . . . . *S. yunnanensis*.

+ Цветки относительно небольшие, венчик их 2—2.6 (2.8) см дл. . . . . 7.

7. Листочки в числе 13—17 (21) . . . . *S. intermedia*.

+ Листочки в числе 21—33 . . . . *S. nubigena*.

8. Число листочков 11—13 . . . . *S. paucifoliolata*.

+ Число листочков (19) 21—23 (25) . . . . *S. purpurea*.

1. **S. nubigena (D. Don) Yakovl. comb. nov.** — *Astragalus nubigenus* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal. : 245; Ohashi, 1971, Fl. E. Himal. 2 : 62. — *A. crassicaulis* Grah. ex Wall. 1831—1832, Wall. Cat. : n° 5932, nom. nud. — *A. larkyaensis* Kitam. 1957, in Kihara, Peopl. Nepal. Himal. : 421; Ohashi, 1971, l. c. : 62. — *Caragana nubigena* (D. Don) Bunge, 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 7, 15, 1 : 240. — *C. crassicaulis* Benth. ex Baker, 1876, Hook. fil., Fl. Brit. Ind. 2 : 117. — *Calophaca crassicaulis* (Benth. ex Baker) Kom. 1908, Acta Horti Petrop. 29, 2 : 357. — *Chesneya nubigena* (D. Don) Ali, 1959, Scientist (Karachi) 3, 1 : 4; Ohashi, 1975, J. Jap. Bot. 50 : 306, p. p.; Hara et Williams, 1979, Fl. Pl. Nepal. : 112; anon. 1985, Fl. Xizang. 2 : 791.

Тип: Nepal, Gosainthan, Wallich, n° 5932 (K-W).

Вид обитает на альпийских лугах на высоте от 3600 до 5200 м, образуя более или менее плотные, обычно округлые куртинки.

К этому виду мы относим две расы (в ранге подвидов), по-видимому, объединенные рядом переходных форм.

1. Листочки всегда заметно асимметричные при основании, число долей у каждого из прилистников 1 (редко 2) . . . . . . subsp. *kumaoënsis*.

+ Листочки при основании симметричные, число долей, на которые надрезан каждый из прилистников, (1) 2—3 . . . . subsp. *nubigena*.

a. subsp. *nubigena*.

Тип: тип вида.

Распространение. Непал, Индия (Сикким), Бутан (S. Ali, 1959) (рис. 1).

Specimina examinata. Nepal, Gosainthan, Wallich, n° 5932 (K); Tibet, Guchung, 4 VII 1903, Younghusband, n° 13; Nepal, Langtang, 3600—4050 m, 8 VI 1949, Polunin, n° 212 (BM); Nepal, Tilicho Pass, up to 4800 m on steep yakpastures, 7 VI 1971, Barelay and Synge, n° 2625 (K): Nepal, Jangla (Tangla?), Banyang, 4100 m, 5 VI 1973, Einarsson et al., n° 445 (BM); ib., 3900 m, 18 VI 1973, id., n° 942 (BM); Nepal, along trail from Gosainkund to Syabrubensi (28° 06′—85° 23′), alt. 3800, 16 VIII 1974, Hass, n° 2313-B (BM); Nepal, Singum Gompa 3200 m — Gosainkund 4200 m, 23 VIII 1972, Kanai et al. (BM).

b. subsp. *kumaoënsis* Yakovl. subsp. nov.

Foliola basi asymmetrica, interdum marginibus imbricata; stipulae apice uni-, raro basi bilaciniatae.

Typus: Western Nepal, rocks in Nampa Gadh, 3600—3900 m, 26 VII 1886, Duthie, n° 5456 (LE).

Листочки при основании асимметричные, иногда черепитчато налегающие друг на друга краями; прилистники с 1, редко 2 долями на верхушке.

Тип: Western Nepal, rocks in Nampa Jadh, 3600—3900 m, 26 VII 1886, Duthie, n° 5456 (LE).

Распространение. Индия (штаты Уттар-Прадеш, Химачал-Прадеш), Непал (рис. 1).

Specimina examinata. Kumaun, Milam glacier, 3900 m, 1848, Strachey and Winterbottom, n° 3 (K, LE); Tehri-Garhwal, ridge above Jhola (Jhala?) in Ganges valley, 29 VI 1883, Duthie, n° 996 (K, LE, BM); Western Nepal, rocks in Nampa Gadh, 3600—3900 m, 26 VII 1886, Duthie, n° 5456 (LE, K); Nepal, Saipsl, 29 ° 58′ lat., 81° 07′ long., 3900 m, 16 V 1973, Dobremez, n° DBR NEP n° 2275 (BM); Nepal, midway between Jangla and Tarag, 4700 m, 26 VIII 1973, Grey-Wilson and Phillips, n° 732 (K).

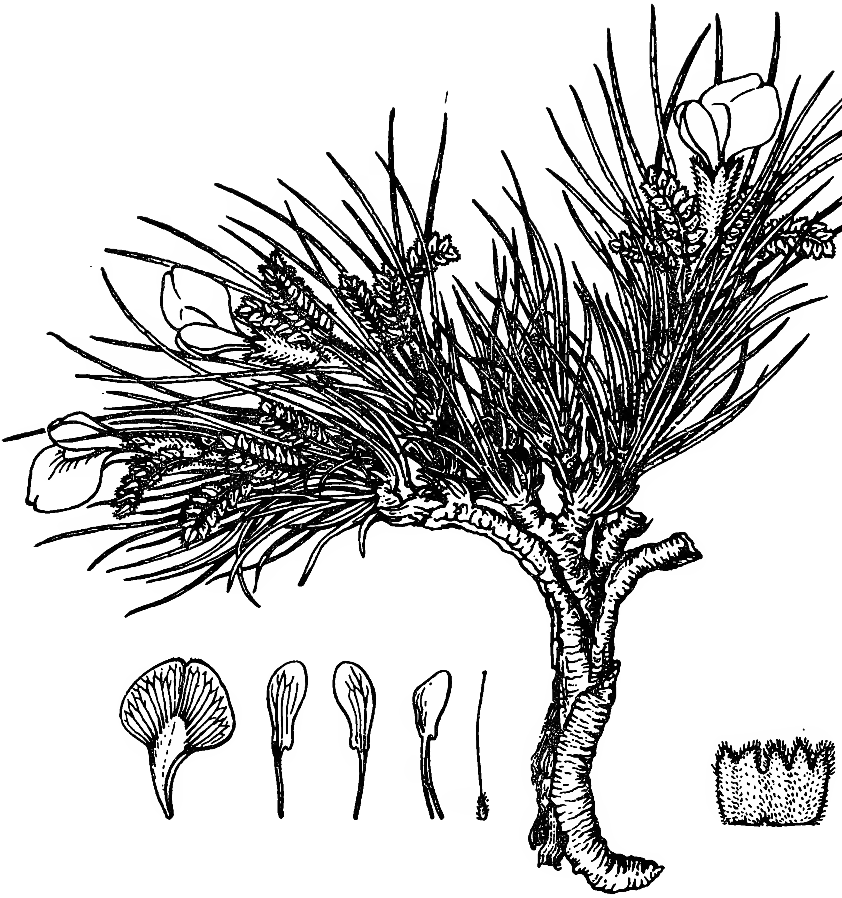


Рис. 2. *Spongiocarpella purpurea.*
Внешний вид и детали цветка (флаг, крылья, лодочка, завязь, чашечка).

H. Ohashi (1979) сообщает еще о двух образцах из Непала, которых мы не видели, из-за чего не имеем возможности точно определить их положение. Это «Polunin, n° 212», «TJ n° 727 200».

2. **S. purpurea (P. C. Li) Yakovl. comb. nov.** — *Chesneya purpurea* P. C. Li, 1981, Acta Phytotax. Sin. 19, 2 : 236; ej. 1980, Enum. Vasc. Pl. Xizang (Tibet): 179, nom. nud.; anon. 1985, Fl. Xizang. 2 : 792.

Тип: Nylam, alt. 4400 m, 7 VI 1975, Qinghai-Xizang Comp. Exp., n° 6454 (PE!).

Распространение. Бутан, КНР (Тибет) (рис. 1).

Вид обитает на высотах от 3600 до 5400 м, обычен по травянистым склонам гор, образует плотные куртины (рис. 2).

Specimina examinata. Bhutan: Limgshi, 21 VII 1914, Cooper, n° 1632 (BM) (?); Taka La (Jaka La?), 3600 m, 30 IX 1915, Cooper n° 4882 (BM); Mem La, Thangu, Paro valley, 4050 m, 15 V 1949, Ludlow, Sherriff et al., n° 16251 (BM, A); Taglung La, Paro Chu, 4050 m, 16 V 1949, Ludlow et al., n° 16263 (промежуточная форма или гибрид между *S. nubigena* и *S. purpurea*); Pangotang, Bumthang Chu, 4050 m, 25 V 1949, id., n° 18965 (BM, A); Tu La, 4500 m, 17 IX 1949, Ludlow, Sherriff, n° 17304 (BM); Singke La, 4900 m, 19 V 1967, Kanai et al., n° 11437 (BM); Yale La, 4800 m, 23 V 1967, Kanai et al., n° 888 (BM). Sikkim: Sikkim Himalaya, 3200—5100 m, 1852, Hooker (K); Lacturug (?), 1878, coll.? (K, BM); Donkya La, 4800—5400 m, 6 IX 1911, Ribu, Rhomoo, n° 5437; China: Tibet, 4600—4800 m, 2 VI 1975, Qinghai-Xizang Comp. Exp., n° 3639 (PE); Tibet, Nylam, 4400 m, 7 VI 1975, Qinghai-Xizang Comp. Exp., N 6454 (PE).

Очень близок к *S. nubigena* и является его особой расой. Образцы из Сиккима скорее всего переходны между *S. nubigena* subsp. *nubigena* и *S. purpurea*, Если по результатам дополнительных наблюдений будет показана чисто клинальная изменчивость, этот таксон лучше рассматривать как третий подвид *S. nubigena*.

3. S. intermedia Yakovl. sp. nov.

Fruticulus 10—15 cm altus, caespites compactos formans. Folia imparipinnata, ad 3.5 cm longa, rachidibus in ramulis annorum praecedentium persistentibus, stipulis basi petioli adnatis, in lacinias 3—7 subulatas vel subulato-lanceolatas pilosas secus marginem liberum apiceque incisis; foliola 13—17 (21), elliptica vel oblongo-elliptica, 3—6 mm longa, 2—3 mm lata, apice acuminata, basi leviter asymmetrica vel fere symmetrica, obtusiuscule rotundata, longe pilosa. Flores solitarii, pedunculis ad 1 cm longis, bracteolis plerumque singulis subulatis pilosis ca. 0.8 cm longis. Calyx tubulosus, ca. 1.2 cm longus, basi oblique gibbosus, dentibus basi late triangularibus, ad apicem in acumen ca. 0.4 cm longum subattenuatis; corolla intense flava, 2.6 cm longa, vexillo obovato vel etiam leviter panduriformi, apice sinuato, dorso piloso, unque lamina subbreviore, basi laminae utrinque appendicibus parvulis praedito, alis carina sublongioribus, lamina ca. 1 cm longa, ad 0.5 cm lata, carinae lamina ca. 0.7 cm longa, 0.5 cm lata. Legumen ignotum.

Typus: S. Tibet, Bimbi La, Tsari, 4350 m, 3 VI 1936, Ludlow et Sherriff, n° 1766 (BM).

Affinitas. A *S. nubigena* et *S. purpurea*, quibus affinis est, vexillo basi laminae appendiculato, alarum ac carinae lamina ca. 5 mm (nec 3—4 mm) lata, foliolis minus numerosis (13—17 (21) nec 21—33), a posteriore praeterea corolla flava (nec rubra) necnon laciniis stipularum pilosis bene differt.

Species e specimine typico tantum nota.

Кустарничек 10—15 см выс., образующий плотные куртинки. Листья непарно-перистосложные, до 3.5 см дл., их оси на побегах прошлых лет сохраняющиеся; прилистники к основанию черешка прирастающие, надрезанные вдоль свободного края и на верхушке на 3—7 опушенных шиловидных или шиловидно-ланцетных долей; листочки в числе 13—17 (21), эллиптические или продолговато-эллиптические, 3—6 мм дл., 2—3 мм шир., на верхушке заостренные, при основании слегка асимметричные или почти симметричные, туповато-округлые, длинноопушенные. Цветки одиночные, на цветоносах не длиннее 1 см, прицветники обычно одиночные, шиловидные, опушенные, около 0.8 см дл. Чашечка трубчатая, около 1.2 см дл., при основании с косым горбиком, зубцы ее при основании широкотреугольные, к верхушке несколько оттянутые в остроконечие, длиной около 0.4 см; венчик ярко-желтый, 2.6 см дл., флаг обратнояйцевидный или даже слегка гитаровидный, на верхушке выемчатый, на спинке пушистый; ноготок несколько короче пластинки, при ее основании с обеих сторон имеются небольшие придатки; крылья несколько длиннее лодочки, пластинка крыла около 1 см дл., до 0.5 см шир., пластинка лодочки около 0.7 см дл., 0.5 см шир. Боб неизвестен.

Тип: S. Tibet, Bimbi La, Tsari, 4350 m, 3 VI 1936, Ludlow et Sherriff, n° 1766 (BM).

Родство. От близких видов *S. nubigena* и *S. purpurea* хорошо отличается придатками при основании пластинки флага, относительно широкими пластинками крыльев и лодочки (около 5 мм, а не 3—4 мм), меньшим числом листочков, 13—17 (21), а не 21—33. От *S. purpurea* отличается еще окраской венчика — желтой, а не красной, и опушенными долями прилистников.

Известен только по типовому образцу (рис. 1, 3).

4. S. paucifoliolata Yakovl. sp. nov.

Fruticulus 10—15 cm altus, caespites parvulos orbiculares compactos formans. Folia imparipinnata, ad 3.5 cm longa, rhachidibus in ramulis annorum praecedentium persistentibus, stipulis basi petioli adnatis, secus marginem liberum et apice in lacinias 2—3 (4) anguste lanceolatas subglabras incisis; foliola 11—13, elliptica vel oblongo-elliptica, 5—7 mm longa, 2—4 mm lata, apice acuminata, basi vix asymmetrica vel fere symmetrica, obtusiuscule rotundata, longe pilosa. Flores solitarii, breviter pedunculati, bracteolis solitariis subulatis pilosis ca. 0.8 cm longis. Calyx tubulosus, ca. 1.2 cm longus, basi oblique gibbosus, dentibus ca. 0.3—0.4 cm longis triangularibus. Corolla atro-rubra, 2.5—2.6 cm longa, vexillo

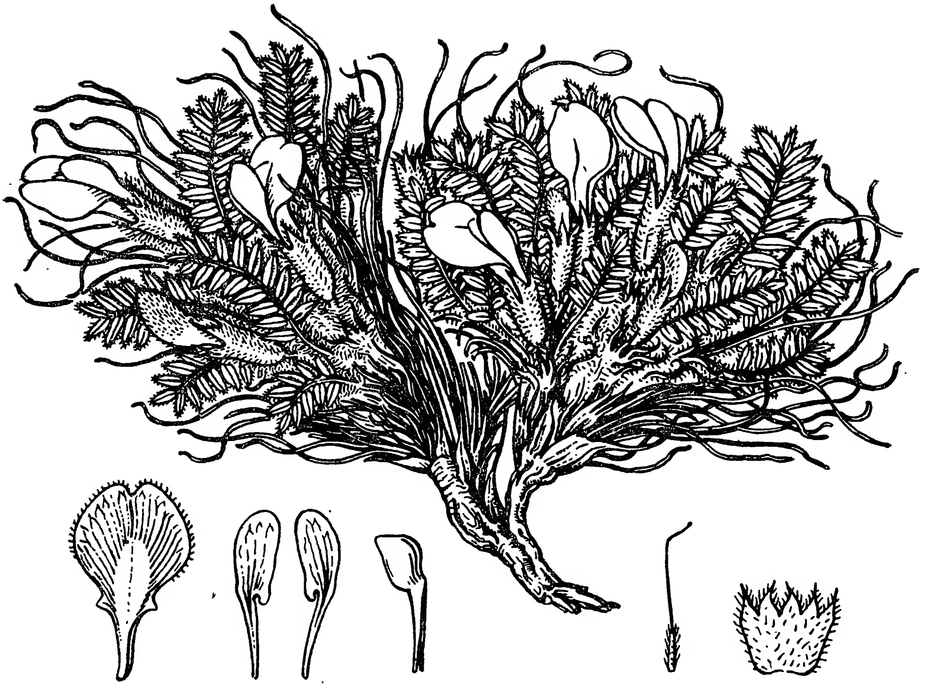


Рис. 3. *Spongiocarpella intermedia.*
Внешний вид и детали цветка (флаг, крылья, лодочка, завязь, чашечка).

obovato, dorso piloso, ungue laminae subaequilongo, alis carinae subaequilongis, lamina 0.8—0.9 cm longa, ca. 0.35 cm lata, carinae lamina ea subbreviore et sublatiore. Legumen ignotum.

Typus: NW Yunnan, on cliffs and rocky alpine pastures on the Mekong-Salwin divide, lat. 27° 30′ N, long. 98° 56′ E, alt. 3900—4200 m, V 1921, G. Forrest, n° 19721 (US).

Affinitas. A *S. intermedia* et *S. yunnanensi*, quibus similis est, foliolis 11—13 (nec 13—23), a priore praeterea stipularum laciniis subglabris et corolla atro-rubra (nec flava), a posteriore vero corolla rubra (nec flava) differt.

Species e specimine typico tantum nota.

Кустарничек 10—15 см выс., образующий плотные округлые куртинки. Листья непарно-перистосложные, до 3.5 см дл., их оси на побегах прошлых лет сохраняющиеся; прилистники к основанию черешка прирастающие, надрезанные вдоль свободного края и на верхушке на 2—3 (4) узколанцетные, почти голые доли; листочки в числе 11—13, эллиптические или продолговато-эллиптические, 5—7 мм дл., 2—4 мм шир., на верхушке заостренные, при основании слегка асимметричные или почти симметричные, туповато-округлые, длинноопушенные. Цветки одиночные, на коротких цветоносах, прицветнички одиночные, шиловидные, опушенные, около 0.8 см дл. Чашечка трубчатая, около 1.2 см дл., при основании с косым горбиком, зубцы ее 0.3—0.4 см дл., треугольные; венчик темно-красный, 2.5—2.6 см дл., флаг обратнояйцевидный, на спинке опушенный, ноготок почти равен пластинке; крылья почти равны лодочке, пластинка крыла 0.8—0.9 см дл., около 0.35 см шир., пластинка лодочки слегка короче и шире пластинки крыла. Боб неизвестен.

Тип: NW Yunnan, on cliffs and rocky alpine pasture on the Mekong-Salwin divide, lat. 27° 30′ N, long. 98° 56′ E, alt. 3900—4200 m, V 1921, G. Forrest, n° 19721 (US).

Родство. От близких *S. intermedia* и *S. yunnanensis* отличается листочками в числе 11—13 (а не 13—23); от *S. intermedia* — почти голыми долями прилистников и темно-красным (а не желтым) венчиком, от *S. yunnanensis* — красным (а не желтым) венчиком.

Известен только по типовому образцу (рис. 1, 4).

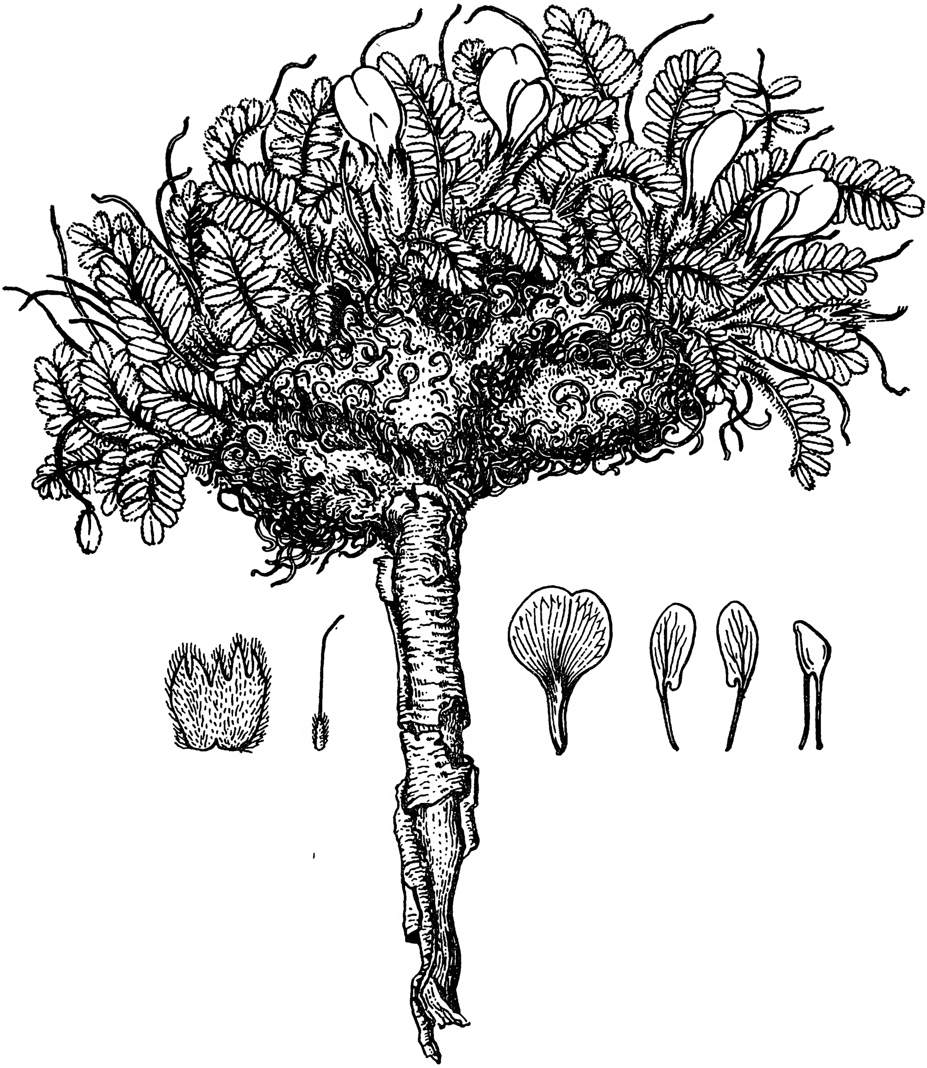


Рис. 4. *Spongiocarpella paucifoliolata.*
Внешний вид и детали цветка (чашечка, завязь, флаг, крылья, лодочка).

5. S. yunnanensis Yakovl. sp. nov.

Fruticulus 10—15 (20) cm altus, caespites parvulos compactos formans. Folia imparipinnata, 2.5—3 (3.5) cm longa, rachidibus in ramulis annorum praecedentium persistentibus, stipulis basi petioli adnatis, secus marginem liberum et apice in lacinias 2—4 (5) lineari-lanceolatas vel subulatas subglabras pectinatim incisis; foliola 17—21 (23), plus minusve elliptica vel oblonga, 3—6 mm longa, 1.5—3 mm lata, apice obtusiuscule acuminata, basi symmetrica vel nonnihil asymmetrica, orbicularia vel orbiculari-cuneiformia, partim vel tota longe pilosa. Flores solitarii, in axillis foliorum siti, pedunculis ad 1 cm longis, bracteolis plerumque solitariis subulatis ad 1 cm longis dense pilosis. Calyx tubuloso-campanulatus, ca. 1.4 cm longus, basi oblique gibbosus, dentibus triangularibus ca. 5 mm longis. Corolla flava, 2.8—3.5 cm longa, vexillo obovato apice sinuato, in unguem sensim abeunte, supra pubescente; alis carina longioribus, lamina 1.2—1.6 cm longa; carinae lamina 1—1.2 cm longa. Legumen ca. 1.8 cm longum, pilosum vel glabrescens.

Typus: Mount Peimashan, Mekong-Yangtze divide between Atuntze and Pungtzera, 1923, J. Rock, n° 9298 (holo — LE, iso — US).

Affinitas. A speciebus ceteris generis *Spongiocarpella* floribus majoribus 2.8—3.5 cm longis, alarum laminis 1.2—1.6 cm (nec 0.8—1.2 cm) longis differt.

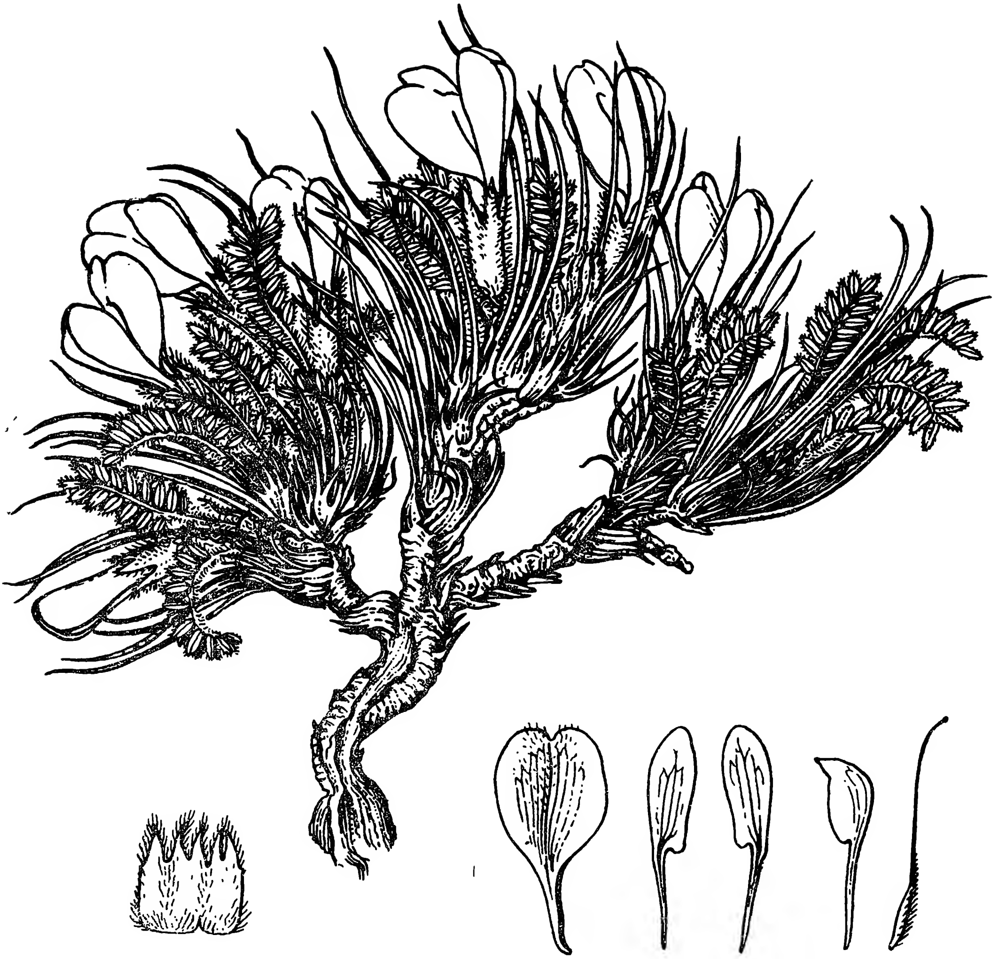


Рис. 5. *Spongiocarpella yunnanensis.*

Внешний вид и детали цветка (чашечка, флаг, крылья, лодочка, завязь).

Кустарничек 10—15 (20) см высотой, образующий небольшие плотные куртинки. Листья непарно-перистосложные, 2.5—3 (3.5) см дл., оси их на побегах прошлых лет сохраняющиеся; прилистники к основанию черешка прирастающие, вдоль свободного края и на верхушке гребенчато надрезанные на 2—4 (5) линейно-ланцетные или шиловидные, почти голые доли; листочки в числе 17—21 (23), более или менее эллиптические или продолговатые, 3—6 мм дл., 1.5—3 мм шир., на верхушке туповато заостренные, при основании симметричные или несколько асимметричные, округлые или округло-клиновидные, частично или целиком длинноопушенные. Цветки одиночные, в пазухах листьев, на цветоносах до 1 см дл., прицветнички обычно одиночные, шиловидные, до 1 см дл., густоопушенные. Чашечка трубчато-колокольчатая, около 1.4 см дл., при основании с косым горбиком, зубцы ее треугольные, около 5 мм дл. Венчик желтый, 2.8—3.5 см дл., флаг обратнояйцевидный, на верхушке выемчатый, плавно переходящий в ноготок, сверху пушистый; крылья длиннее лодочки, пластинка крыла 1.2—1.6 см дл., пластинка лодочки 1—1.2 см дл. Боб около 1.8 см дл., опушенный или оголяющийся.

Тип: Mount Peimashan, Mekong-Yangtze divide between Atuntze and Pungtzera, 1923, J. Rock, n° 9298 (голотип — LE, изотип — US).

Родство. От прочих видов рода *Spongiocarpella* отличается крупными цветками 2.8—3.5 см дл., пластинками крыльев 1.2—1.6 см (а не 0.8—1.2 см) дл.

Распространение. КНР (пров. Юньнань) (рис. 1).

Вид встречается по склонам гор в альпийском поясе, на высоте от 3200 до 5000 м (рис. 5).

Specimina examinata. NW Yunnan, on the Mekong-Salwin divide, lat. 27° 30′ N, long. 98° 56′ E, alt. 4200 m, dry grassy slopes, VII 1921, G. Forrest, n° 9738 (US); Yangtze watershed, prefectural district of Likiang, eastern slopes of Likiang snow range, V—X 1922, J. Rock, n° 3973 (US). Mount Peimashan, Mekong-Yangtze divide between Atuntze and Pungtzera, 1932, J. Rock, n° 9298 (typus! — LE, US); Eastern slopes of mount Dyinaloko, northern peak of Likiang snow range, VIII 1923, J. Rock, n° 10421 (US) (?); NW Yunnan, mount La-Ch'ou-Ch'ou-K'ha, southeast of Chung-Tien, fr., IX 1928, J. Rock, n° 17277 (US); Yunnan, Mekong-Yangtze divide, southeast of Atuntze, Pei-ma shan, alp. regions, alt. 4500 m, among boulders, V—VI 1932, J. Rock, n° 22844 (US); Yunnan, Mo-ting shan, 4200 m, alp. regions, 1932, J. Rock, n° 23359 (US) (?); Yunnan, Yü, 9105 (A); ib., Yü, 11631 (A).

6. **S. polystichoides (Hand.-Mazz.) Yakovl. comb. nov.** — *Calophaca polystichoides* Hand.-Mazz. 1933, Symb. Sin. 7 : 552. — *Chesneya polystichoides* (Hand.-Mazz.) Ali, 1959, Scientist (Karachi) 3, 1 : 10; anon. 1972, Ic. Cormoph. Sin. 2 : 416.

Тип: NW Yunnan, bei Lidjiang, jedenfalls am Yülung-schan, 1914—16, G. Forrest, n° 4045 (W — non vidi).

Распространение. КНР (провинции Юньнань, Сычуань) (рис. 1).

На альпийских лугах, среди скал и по склонам, на высотах от 3200 до 5000 м.

Specimina examinata. Yunnan, Yangtze watershed, prefectural district of Likiang, eastern slopes of Likiang snow range, V—X 1922, J. Rock, n° 3595 (US); NW Yunnan, mountains of Moting, north-east of the Yangtze-Mekong watershed, 4500 m, among rocks, VI 1923, J. Rock, n° 10351 (US, LE); SW Szechuan, mount Mitzuga, west of Muli Gomba, 3050—4875 m, VI 1928, J. Rock, n° 16034 (US, NY); ib., north of Chiu-Lung-Hsien, in Minya country, southwest of Tatsienlu, 4600 m, VI 1929, J. Rock, n° 17768 (US); ib., mount Siga, northeast of Kulu, VI 1929, 4450 m, J. Rock, n° 17924 (US, LE); NW Yunnan, Lichiang Range, 27° 30′ lat., 100° 10′ E long, 3600—4200 m, VII 1929, G. Forrest, n° 27921 (BM, E); ib., Beima-schan zwischen Yangtze und Mekong, 28 °18′ N lat., 4380 m, G. Forrest, n° 20716 (E); Szechuan, Lungdschu-schan bei Huili, Diabas, 3600—3675,? Forrest (E).

7. **S. grubovii (Ulzij.) Yakovl. comb. nov.** — *Oxytropis grubovii* Ulzij. 1971, Бот. журн. 56, 8 : 1149; Груб. 1982, Опред. раст. Монгол.: 164. — *Chesneya macrantha* Cheng fil. ex H. C. Fu, 1977, Fl. Intramongol. 3 : 291; P. C. Li, 1981, Acta Phytotax. Sin. 19, 2 : 237; анон. 1985, Раст. покров Вн. Монгол. : 142; anon. 1972, Ic. Cormoph. Sin. 2 : 416, nom. nud. cum icon.

Тип: Монголия, Бордзон-Гоби у Шилют-улы, в районе красноцветных обрывов Улан-цаб, на щебнистом склоне сопки, 29 VII 1970, Грубов, Улзийхутаг и др., n° 382 (LE).

Распространение. МНР, КНР (рис. 1).

Вид обитает по опустыненным каменистым склонам, бортам и днищам сайров и опесчаненным шлейфам пустынных сопок.

Specimina examinata. Монголия: Бордзон-Гоби у Шилют-улы, в районе красноцветных обрывов Улан-цаб, 29 VII 1970, Грубов, Улзийхутаг и др.; южнее урочища Тэмэн-Чулу, между урочищем Баян-Хото и сомоном Хатан-Булак, 2 VIII 1971, они же; в 30 км к востоку-юго-востоку от Хувлэла, 27 VII 1971, Исаченко, Рачковская; известковый массив Их-Шара-Хид близ оз. Тэнгэр-нур, в 100 км к юго-западу от сомона Хатын-булак, 23 VII 1974, Рачковская, Волкова. КНР: Kansu, Ho Lan Shan mountains, Pize Ku (Pei Ssu Kou), 1800 m, 10—25 V 1923, Ching, n° 108 (NY, US, A); Suiyan, Ba-gan-mao, 29 V 1931, Liou, n° 2146 (A, PE); пос. Налинсухайту в 20 км к юго-востоку от Баян-Хото, горы Баин-Ула, 13 VI 1958, Петров; Wulanchabumeng, Dalhan—Mominanlianhegi, Chaganhadasumu, 10 VII 1959, Wang Ch.-p, n° 32 (HJMC).

Spongiocarpella grubovii был описан первоначально как *Oxytropis grubovii* Ulzij. и выделен в особую монотипную секцию *Monanthos* Ulzij. (Улзийхутаг, 1971).

Чисто внешнее сходство жизненных форм этого вида (как и прочих видов рода *Spongiocarpella*) и некоторых видов подрода *Tragacanthoxytropis* Vass. (род *Oxytropis*), привлекшее внимание Н. Улзийхутага (1971, 1979), является сугубо конвергентным, что подтверждается различиями в существеннейших особенностях цветка и плода (у остролодочников упомянутого подрода жилкование лепестков крыльев пальчатое, цветоножка прикрепляется к центру гипантия почти негорбатой чашечки, боб иногда почти двугнездный или с брюшным швом, продолженным в перегородку, вздутый, шаровидно-яйцевидный, лодочка заканчивается остроконечием).

8. **S. potaninii Yakovl. sp. nov.**

Fruticulus 10—15 cm altus, caespites parvulos compactos formans. Folia imparipinnata, 2—4 cm longa, rachidibus in ramulis annorum praecedentium persistentibus, stipulis apice integris, basi petioli adnatis; foliola 5—7, elliptica vel obovata, 3—6 mm longa, 2—3 mm lata, apice rotundata et breviter acuminata, basi cuneata vel rotundata, symmetrica, utrinque dense pilosa. Flores solitarii, axillares, pedunculis brevibus ad 3 mm longis, bracteolis ca. 5 mm longis anguste lanceolatis, nervo longitudinali prominente in aristam brevem abeunte percursis, dense pilosis. Calyx tubuloso-campanulatus, 8—10 mm longus, basi oblique gibbosus, dentibus anguste triangularibus, apice in aristam attenuatis, ca. 5 mm longis. Corolla 2—2.5 cm longa, vexillo subovato vel elliptico, apice sinuato, in unguem subito abeunte, supra pubescente; alae lamina ca. 1.3 cm longa; carinae lamina ca. 0.9 cm longa. Legumen ignotum.

Typus: Tian-Schan orientalis, ad pedem australem inter lapides circum Hami, 29 V 1877, G. Potanin (LE).

Affinitas. A *S. grubovii*, cui affinis est, floribus minoribus 2—2.5 cm (nec 2.5—3.0 cm) longis, calyce 0.8—1.0 cm (nec 1.2 cm) longo, foliolis 5—7 (nec 7—11) differt.

Кустарничек 10—15 см выс., образующий небольшие плотные куртинки. Листья непарно-перистосложные, 2—4 см дл., оси их на побегах прошлых лет сохраняющиеся; прилистники нерассеченные на верхушке, прирастающие к основанию черешка; листочки в числе 5—7, эллиптические или обратнояйцевидные, 3—6 мм дл., 2—3 мм шир., на верхушке округлые и с коротким остроконечием, при основании клиновидные или округлые, симметричные, с обеих сторон густопушистые. Цветки одиночные, пазушные, на коротких, до 3 мм дл., цветоносах, прицветнички около 5 мм дл., узколанцетные, с выступающей продольной жилкой, переходящей в короткую ость, густоопушенные. Чашечка трубчато-колокольчатая, 8—10 мм дл., при основании с косым горбиком, зубцы ее узкотреугольные, к верхушке оттянутые в ость, около 5 мм дл. Венчик 2—2.5 см дл., флаг слегка яйцевидный или эллиптический, на верхушке выемчатый, в ноготок резко переходящий, сверху пушистый, пластинка крыльев около 1.3 см дл., пластинка лодочки около 0.9 см дл. Боб неизвестен.

Тип: Тянь-Шань восточный, южная подошва, среди камней вокруг Хами, 29 V 1877, Потанин (LE) (рис. 1).

Родство. От близкого вида *S. grubovii* отличается менее крупными цветками 2—2.5 см дл. (а не 2.5—3.0 см), чашечкой 0.8—1.0 см дл. (а не 1.2 см), листочками в числе 5—7 (а не 7—11).

9. **S. spinosa (P. C. Li) Yakovl. comb. nov.** — *Chesneya spinosa* P. C. Li, 1981, Acta Phytotax. Sin. 19, 2 : 236; anon. 1985, Fl. Xizang. 2 : 793.

Тип: Xigatze-Saga, alt. 4200 m, 30 V 1975, Qinghai-Xizang Comp. Exp., n° 5423 (PE)!

Распространение. КНР (рис. 1).

По каменистым опустыненным склонам сопок.

Помимо типового образца видели еще: Тибет, Лунцза, 4200 м, 4 VIII 1974, кит. колл., n° 2229 (PE).

У авторов нет твердого убеждения, что этот вид относится к роду *Spongiocarpella*. Парноперистые листья, возможно, указывают на то, что это — специализированная карагана.

ЛИТЕРАТУРА

Улзийхутаг Н. Новая секция и новый вид рода *Oxytropis* во флоре Монголии. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 8, с. 1149—1150. — *Улзийхутаг Н.* Род *Oxytropis* в Монгольской Народной Республике (систематика, география, экология, филогения и хозяйственное значение). — В кн.: Исследования флоры и растительности МНР. Улан-Батор, 1979, т. 1, вып. 1, с. 7—232. — *Ali S*. A taxonomic study of the *Chesneya* Lindl. ex Endl. for W. Pakistan and NW Himalayas. — Scientist (Karachi), 1959, vol. 3, N 1, p. 1—12. — *Bunge A*. Generis Astragali species Gerontogeae. Pars 2. Specierum enumeratio. — Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 7, 1869, t. 15, N 1, p. 1—254. — *Ohashi H*. *Leguminosae*. In: An enumeration of the flowering plants of Nepal. / Eds. *H. Hara*, *L. H. J. Williams*. London, 1979, p. 791. — *Polhill R*. *Galegeae* (Bronn) Torr. et Gray. — In: Advances in Legume systematics. Part 1. Kew, 1981, p. 357—363.

Ленинградский химико-фармацевтический институт,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 XI 1985.

УДК 665.347.4

Бот. журн., т. 72, № 2

А. Л. Буданцев

СИСТЕМА РОДА *DRACOCEPHALUM* (*LAMIACEAE*)

A. L. BUDANTZEV. THE SYSTEM OF THE GENUS *DRACOCEPHALUM* (*LAMIACEAE*)

В результате критического пересмотра предложена система рода *Dracocephalum*, в которой 73 вида распределены между 3 подродами, 7 секциями, 2 подсекциями и 21 рядом.

Разделение рода *Dracocephalum* L. на секции впервые предложил G. Bentham (1834, 1848), установивший 6 секций: *Buguldea* Benth., *Keimodracon* Benth., *Calodracon* Benth., *Cryptodracon* Benth., *Moldavica* Benth. и *Ruyschiana* (Mill.) Benth. При описании секций Bentham использовал такие признаки, как форма стеблей, характер опушения, форма соцветия и чашечки. J. Briquet (1896) при рассмотрении 29 видов рода секцию *Ruyschiana* возвел в ранг подрода, виды которого отличаются опушенными пыльниками. Остальные виды рода *Dracocephalum* Briquet поместил в подрод *Eudracocephalum* Briq., который был разбит на 2 секции: *Buguldea* (чашечка неясно двугубая) и *Moldavica* (чашечка резко двугубая). Внутри каждой секции были выделены параграфы (таксоны неопределенного ранга), которые частично соответствовали секциям системы Bentham. Система Briquet с некоторыми дополнениями и изменениями была принята Б. К. Шишкиным (1954) при обработке 35 видов рода флоры СССР. Шишкин рассматривал род в широком смысле. Он выделил *D. stamineum* Kar. et Kir. в подрод *Fedtschenkiella* (Kudr.) Schischk., описанный ранее (Кудряшев, 1941) в качестве самостоятельного рода. Подрод *Eudracocephalum* во «Флоре СССР» представлен одной секцией *Buguldea*, которая разделена на 5 подсекций. Большинство подсекций разбито на ряды, которые сопровождаются диагнозом на русском языке. При обработке 32 видов рода *Dracocephalum* флоры Китая W. Wang (1977) в разделении рода следовал принципам, предложенным Bentham, Briquet и Шишкиным. В то же время во «Флоре Китая» признается самостоятельность рода *Fedtschenkiella*. Типовой подрод состоит из 5 секций, которые соответствуют подсекциям, принятым и выделенным Шишкиным, а также новой секции *Sinodracon* C. Y. Wu et W. T. Wang. Некоторые секции были разделены на ряды. До настоящего времени в полном объеме род не изучался.

На основании анализа литературных данных, включая отечественные и зарубежные флористические сводки, опубликованные в последнее время, в результате просмотра гербарного материала по роду *Dracocephalum* из различных ботанических учреждений, а также наблюдений многих видов в естественных условиях мы предлагаем систему рода, в которой рассматриваются 73 вида, входящие в состав 3 подродов, 7 секций, 2 подсекций и 21 ряда. При описании надвидовых таксонов мы использовали такие признаки, как форма центрального зубца верхней губы чашечки, наличие желваков в основании зубцов чашечки, форма верхней губы венчика, характер поверхности семян, а также форма соцветия, прицветников и листьев.

Genus *Dracocephalum* L. 1753, Sp. Pl. : 594; idem, 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 258, nom. cons.

Тип: *D. moldavica* L. typ. cons.

Subgen. 1. *Dracocephalum.* — W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 350. — Subgen. *Eudracocephalum* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 239.

Соцветия плотные или расставленные, ложные мутовки 2—6- или многоцветковые. Прицветники перисто-рассеченные или цельные, остисто-зубчатые или цельнокрайные, короче или длиннее чашечки. Чашечка неясно двугубая или резко двугубая, прямая или согнутая; центральный зубец верхней губы ланцетный, обратнояйцевидный, почти равен или шире боковых, желваки расположены между зубцами верхней и нижней губ или между зубцами нижней губы. Венчик значительно или едва длиннее чашечки, синий, фиолетовый, лиловый, палевый, розовый; верхняя губа прямая, согнутая или дугообразная. Тычинки скрыты под верхней губой венчика, пыльники голые. Многолетние или однолетние травянистые растения, полукустарнички. Стебли голые, восходящие или стелющиеся, простые или разветвленные. Листья цельные или перисто-рассеченные, сидячие или на черешках.

Тип: тип рода.

Sect. 1. *Sinodracon* C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 591.

Соцветия плотные, ложные мутовки 2—4-цветковые. Прицветники перисто-рассеченные, короче или равны чашечке. Чашечка неясно двугубая, прямая, с почти одинаковыми зубцами. Семена неясно складчато-бугорчатые. Многолетники. Стебли прямые, простые или разветвленные. Листья перисто-рассеченные, на коротких черешках или сидячие.

Тип: *D. tanguticum* Maxim.

Виды: *D. tanguticum* Maxim., *D. taliense* Forrest ex W. W. Smith, *D. calophyllum* Hand.-Mazz., *D. propinquum* W. W. Smith, *D. forrestii* W. W. Smith, *D. isabellae* Forrest ex W. W. Smith, *D. hookeri* C. B. Clarke.

Sect. 2. *Calodracon* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp. : 494, p. p.; W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 366. — Sect. *Buguldea* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 398, p. p. — Subsect. *Calodracontes* (Briq.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 451, p. p. — § *Calodracontes* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 239.

Соцветие плотное, иногда в нижней части расставленное, ложные мутовки 2—4-цветковые. Прицветники зубчатые, остисто-зубчатые, короче или длиннее чашечки. Чашечка неясно двугубая, прямая, центральный зубец верхней губы ланцетный или треугольно-ланцетный, желваки расположены между зубцами верхней и нижней губ. Венчик синий, розовый, значительно длиннее чашечки, верхняя губа согнутая. Семена неясно складчато-ячеистые. Многолетники. Стебли простые, прямые. Прикорневые листья на длинных черешках, стеблевые листья сидячие или на коротких черешках.

Лектотип: *D. grandiflorum* L.

Ser. 1. *Grandiflora* C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 592.

Центральный зубец верхней губы чашечки ланцетный. Венчик синий, розовый. Листья городчатые, зубчатые.

Тип: *D. grandiflorum* L.

Виды: *D. grandiflorum* L., *D. wallichii* C. Y. Wu et W. T. Wang, *D. microflorum* C. Y. Wu et W. T. Wang, *D. velutinum* C. Y. Wu et W. T. Wang, *D. imbricatum* C. Y. Wu et W. T. Wang, *D. bullatum* Forrest ex Diels, *D. purdomii* W. W. Smith, *D. truncatum* Sun ex C. Y. Wu, *D. rupestre* Hance, *D. formosum* Gontsch., *D. wendelboi* Hedge.

Ser. 2. *Imberbia* C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 592, «*Imberbes*».

Центральный зубец верхней губы чашечки треугольно-ланцетный. Венчик синий. Листья городчатые, зубчатые.

Тип: *D. imberbe* Bunge.

Монотипный ряд.

Ser. 3. *Rigidula* C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 592.

Центральный зубец верхней губы чашечки треугольно-ланцетный. Венчик синий. Листья колючезубчатые.

Тип: *D. rigidulum* Hand.-Mazz.

Монотипный ряд.

Sect. 3. Palmata A. Budantz. sect. nov. — Sect. *Keimodracon* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp. : 492, p. min. p.; idem, 1848, in DC., Prodr. 12 : 396, p. min. p. — Sect. *Calodracon* Benth. 1834, l. c. : 494, p. min. p. — Sect. *Buguldea* Benth. 1848, l. c. : 398, p. min. p. — Subsect. *Calodracontes* (Briq.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 451, p. p. — § *Calodracontes* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 239, p. min. p. — Subsect. *Keimodracontes* (Briq.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 444, p. min. p. — § *Keimodracontes* Briq. 1896, l. c. : 239, p. min. p. — Inflorescentiae compactae vel dissitae, verticillastri 2—4-flori. Bracteae integerrimae vel aristato-dentatae, calyce breves vel longiores. Calyx indistincte bilabiatus, rectus vel curvatus, dente superiore elliptico-lanceolato vel late obovato, dentibus basi cum strumis. Corolla coerulea, lilacina vel helvola, calyce multo longior, labio superiore arcuato. Semina scrobiculato-alveolata vel botryoso-scrobiculata. Plantae perennes. Caules a basi ramosi, ramis erectis vel adscendentibus. Folia integra, dentata, crenata, integerrima vel pinnatipartita, brevipetiolata.

Typus: *D. palmatum* Steph.

Соцветия плотные или расставленные, ложные мутовки 2—4-цветковые. Прицветники цельнокрайные или остисто-зубчатые, короче или длиннее чашечки. Чашечка неясно двугубая, прямая или согнутая, центральный зубец верхней губы эллиптически-ланцетный, широко-обратнояйцевидный, желваки расположены между зубцами верхней и нижней губ. Венчик синий, лиловый или палевый, значительно длиннее чашечки, верхняя губа дугообразная. Семена ямчато-ячеистые или гроздьевидно-ямчатые. Многолетники. Стебли от основания разветвленные, с прямыми или восходящими ветвями. Листья цельные, зубчатые, городчатые, цельнокрайные или перисто-раздельные, на коротких черешках.

Тип: *D. palmatum* Steph.

Виды: *D. palmatum* Steph., *D. stellerianum* Hiltebr., *D. fragile* Turcz. ex Benth., *D. popovii* Egor. et Sipl., *D. multicolor* Kom., *D. krylovii* Lipsky.

Sect. 4. Confertodracon A. Budantz. sect. nov. — Subsect. *Dolichodracontes* Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 460, p. p. excl. *D. noduloso* Rupr., descr. ross. — Inflorescentiae compactae, verticillastri 2—4-flori. Bracteae aristato-dentatae vel integerrimae, calyce breviores. Calyx indistincte bilabiatus, rectus, dente superiore lanceolato vel triangulari-lanceolato, dentibus basi cum strumis. Corolla coerulea vel rosea, calyce multo longior, labio superiore curvato. Semina rugoso-alveolata vel indistincte plicato-tuberculata. Plantae perennes. Caules a basi ramosi, ramis adscendentibus. Folia pinnatilobata, brevipetiolata vel sessilia.

Typus: *D. oblongifolium* Regel.

Соцветия плотные, ложные мутовки 2—4-цветковые. Прицветники остисто-зубчатые или цельнокрайные, короче чашечки. Чашечка неясно двугубая, прямая, центральный зубец верхней губы ланцетный или треугольно-ланцетный, желваки расположены между зубцами верхней и нижней губ. Венчик синий или розовый, значительно длиннее чашечки, верхняя губа согнутая. Семена морщинисто-ячеистые или неясно складчато-бугорчатые. Многолетники. Стебли от основания разветвленные с восходящими ветвями. Листья перисто-лопастные, на коротких черешках или сидячие.

Тип: *D. oblongifolium* Regel.

Виды: *D. oblongifolium* Regel, *D. scrobiculatum* Regel, *D. schischkinii* Strizh.

Sect. 5. *Idiodracon* C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 363. — Subsect. *Idiodracontes* (Briq.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 456. — § *Idiodracontes* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 239. — Sect. *Moldavica* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp. : 496, p. p. — Sect. *Bugul-*

dea Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 398, p. p. — Subsect. *Dolichodracontes* Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 460, p. p. quoad *D. nodulosum* Rupr., descr. ross. — Sect. *Dolichodracon* C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, l. c. : 365, nom. nud.

Соцветия плотные или расставленные, ложные мутовки 2—6-цветковые. Прицветники остисто-зубчатые или цельнокрайные, короче чашечки. Чашечка неясно двугубая, прямая или согнутая, центральный зубец верхней губы ланцетный или широко-обратнояйцевидный; желваки расположены между зубцами верхней и нижней губ. Венчик значительно или едва длиннее чашечки, синий или палевый, верхняя губа прямая или согнутая. Семена неясно складчато-бугорчатые или бугорчато-гроздьевидные. Многолетние, однолетние травянистые растения или полукустарнички. Стебли прямые или восходящие, от основания разветвленные. Листья цельнокрайные или зубчато-городчатые, на коротких черешках или сидячие.

Лектотип: *D. nutans* L.

Ser. 1. *Nutantia* Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 458, descr. ross.; W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 364, nom. nud. — Inflorescentiae dissitae vel compactae. Bracteae integerrimae. Calyx curvatus, dente superiore elliptico-lanceolato vel obovato. Corolla coerulea, calyce vix vel multo longior, labio superiore recto. Plantae annuae vel perennes. Folia crenato-dentata vel dentata.

Typus: *D. nutans* L.

Соцветия плотные или расставленные. Прицветники цельнокрайные. Чашечка согнутая, центральный зубец верхней губы эллиптически-ланцетный или обратнояйцевидный. Венчик синий, значительно или едва длиннее чашечки, верхняя губа прямая. Однолетники или многолетники. Листья городчато-зубчатые или зубчатые.

Тип: *D. nutans* L.

Виды: *D. nutans* L., *D. thymiflorum* L., *D. nuristanicum* Rech. fil. et Edelb.

Ser. 2. *Integrifolia* C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 592. — Ser. *Fruticulosa* Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 456, p. p. descr. ross.

Соцветия плотные, в нижней части расставленные. Прицветники остисто-зубчатые; чашечка согнутая, центральный зубец верхней губы широко-обратнояйцевидный. Венчик значительно длиннее чашечки, синий, верхняя губа прямая. Многолетние травянистые растения. Листья цельнокрайные.

Тип: *D. integrifolium* Bunge.

Виды: *D. integrifolium* Bunge, *D. goloskokovii* Roldug.

Ser. 3. *Nodulosa* Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 460, descr. ross. — Sect. *Dolichodracon* C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin., 65, 2 : 365, nom. nud. — Inflorescentiae compactae. Bracteae aristato-dentatae. Calyx curvatus, dente superiore late obovato. Corolla helvola, calyce multo longior, labio superiore recto. Plantae perennes. Folia crenata.

Typus: *D. nodulosum* Rupr.

Соцветия плотные. Прицветники остисто-зубчатые. Чашечка согнутая, центральный зубец верхней губы широко-обратнояйцевидный. Венчик палевый, значительно длиннее чашечки, верхняя губа прямая. Многолетние травянистые растения. Листья городчатые.

Тип: *D. nodulosum* Rupr.

Монотипный ряд.

Ser. 4. *Fruticulosa* Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 456, p. p. descr. ross.; W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 363, nom. nud. — Inflorescentiae compactae vel inferne dissitae. Bracteae aristato-dentatae. Calyx rectus vel curvatus, dente superiore lanceolato. Corolla coerulea, calyce multo longior, labio superiore recto. Plantae perennes vel suffruticulosae. Folia integerrima, crenata vel dentata.

Typus: *D. fruticulosum* Steph.

Соцветия плотные или в нижней части расставленные. Прицветники остисто-зубчатые. Чашечка прямая или согнутая, центральный зубец верхней губы ланцетный. Венчик синий, значительно длиннее чашечки, верхняя губа прямая. Многолетние травянистые растения или полукустарнички. Листья цельнокрайные, городчатые или зубчатые.

Тип: *D. fruticulosum* Steph.

Виды: *D. fruticulosum* Steph., *D. karataviense* Pavl. et Roldug., *D. pavlovii* Roldug., *D. psammophyllum* C. Y. Wu et W. T. Wang, *D. linearifolium* C. H. Hu.

Sect. 6. *Keimodracon* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp. : 492, p. p.; idem, 1848, in DC., Prodr. 12 : 380; W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 380. — Subsect. *Keimodracontes* (Briq.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 444. — § *Keimodracontes* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 239.

Соцветия плотные, ложные мутовки 2—4-цветковые. Прицветники остисто-зубчатые, зубчатые или цельнокрайные, короче или длиннее чашечки. Чашечка неясно двугубая, согнутая, центральный зубец верхней губы ланцетный или широко-обратнояйцевидный, желваки расположены между зубцами верхней и нижней губ. Венчик, значительно выступающий из чашечки, синий, фиолетовый, верхняя губа прямая или согнутая. Семена ямчато-ячеистые. Многолетники. Стебли от основания разветвленные с прямыми, восходящими или стелющимися ветвями. Листья цельные, городчатые, перисто-лопастные или перисто-раздельные, на коротких черешках.

Лектотип: *D. pinnatum* L.

Ser. 1. Pinnata A. Budantz. ser. nov. — Bracteae dentatae vel aristato-dentatae calyci aequilongae vel eo longiores. Calyx dente superiore lanceolato.

Typus: *D. pinnatum* L.

Прицветники зубчатые или остисто-зубчатые, длиннее или равны чашечке. Центральный зубец верхней губы чашечки ланцетный.

Тип: *D. pinnatum* L..

Виды: *D. pinnatum* L., *D. origanoides* Steph., *D. bungeanum* Schischk. et Serg., *D. palmatoides* C. Y. Wu et W. T. Wang.

Ser. 2. Discoloria A. Budantz. ser. nov. — Bracteae aristato-dentatae calyce breviores. Calyx dente superiore late obovato.

Typus: *D. discolor* Bunge.

Прицветники остисто-зубчатые, короче чашечки. Центральный зубец верхней губы чашечки широко-обратнояйцевидный.

Тип: *D. discolor* Bunge.

Виды: *D. discolor* Bunge, *D. paulsenii* Briq., *D. aitchisonii* Rech. fil.

Ser. 3. Kafiristanica A. Budantz. ser. nov. — Bracteae integerrimae vel indistincte dentatae calyce longiores. Calyx dente superiore elliptico-lanceolato.

Typus: *D. kafiristanicum* Bornm.

Прицветники цельнокрайные или неясно зубчатые, длиннее чашечки. Центральный зубец верхней губы чашечки эллиптически-ланцетный.

Тип: *D. kafiristanicum* Bornm.

Монотипный ряд.

Ser. 4. Botryoidea A. Budantz. ser. nov. — Bracteae aristato-dentatae vel integerrimae, calyce breviores. Calyx dente superiore lanceolato.

Typus: *D. botryoides* Stev.

Прицветники остисто-зубчатые или цельнокрайные, короче чашечки. Центральный зубец верхней губы чашечки ланцетный.

Тип: *D. botryoides* Stev.

Виды: *D. botryoides* Stev., *D. aucheri* Boiss.

Sect. 7. *Dracocephalum*. — W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 355. — Sect. *Moldavica* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp. : 496, p. p.; Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 239, p. p. — Sect. *Buguldea* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 398, p. p.; Шишк. 1954, Фл. СССР, 20 : 444, p. p.

Соцветия плотные или расставленные, ложные мутовки 2—4-цветковые. Прицветники остисто-зубчатые или цельнокрайные, короче или длиннее чашечки. Чашечка резко двугубая, прямая или согнутая; желваки расположены между зубцами нижней губы. Венчик значительно или едва длиннее чашечки, лиловый, синий, палевый, пурпурный, верхняя губа согнутая. Семена неясно складчато-бугорчатые или бугорчатые. Однолетники или многолетники.

Стебли от основания разветвленные с прямыми или восходящими ветвями. Листья цельные, цельнокрайные, зубчатые, городчатые или перисто-рассеченные, на коротких черешках или сидячие.

Тип: тип рода.

Subsect. 1. *Dracocephalum*. — Subsect. *Stenodracontes* (Briq.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 462, p. p. — § *Stenodracontes* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 240, p. p.

Соцветия плотные или расставленные. Прицветники остисто-зубчатые или неясно зубчатые, короче или длиннее чашечки. Венчик синий, пурпурный, палевый. Многолетники или однолетники. Листья городчатые, зубчатые или перисто-рассеченные.

Тип: тип рода.

Ser. 1. *Dracocephalum*. — Ser. *Foetidae* Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 463, descr. ross.; W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 361, nom. nud. — Inflorescentiae dissitae. Tubus calycinus dentibus inferioribus longiore vel aequilongus. Corolla coerulea, calyce multo longior. Plantae annuae. Folia dentata.

Typus: generis typus.

Соцветия расставленные. Трубка чашечки длиннее или равна зубцам нижней губы. Венчик синий, значительно длиннее чашечки. Однолетники. Листья зубчатые.

Тип: тип рода.

Виды: *D. moldavica* L., *D. foetidum* Bunge.

Ser. 2. Cryptodracon (Benth.) A. Budantz. stat. nov. — Sect. *Cryptodracon* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 495.

Соцветия плотные или расставленные. Трубка чашечки длиннее или равна зубцам нижней губы, центральный зубец верхней губы яйцевидно-ланцетный. Венчик синий, пурпурный, едва выступающий из чашечки. Однолетники. Листья зубчатые.

Тип: *D. parviflorum* Nutt.

Монотипный ряд.

Ser. 3. *Peregrina* Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 463, descr. ross.; W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 355, nom. nud. — Inflorescentiae compactae, inferne dissitae. Tubus calycinus dentibus inferioribus longiore vel aequilongus, dente superiore triangulari-lanceolato. Corolla coerulea, lilacina vel helvola. Plantae perennes. Folia dentata, crenato-dentata vel pinnatisecta.

Typus: *D. peregrinum* L.

Соцветия плотные, в нижней части расставленные. Трубка чашечки длиннее или равна зубцам нижней губы, центральный зубец верхней губы треугольно-ланцетный. Венчик синий, лиловый или палевый. Многолетники. Листья зубчатые, городчато-зубчатые или перисто-рассеченные.

Тип: *D. peregrinum* L.

Виды: *D. peregrinum* L., *D. bipinnatum* Rupr., *D. diversifolium* Rupr., *D. lindbergii* Rech. fil., *D. heterophyllum* Benth., *D. spinulosum* M. Pop.

Ser. 4. *Breviflora* C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 512.

Соцветия плотные. Трубка чашечки короче зубцов нижней губы, центральный зубец верхней губы треугольно-ланцетный. Венчик пурпурный, длиннее чашечки. Многолетники. Листья городчато-зубчатые.

Тип: *D. breviflorum* Turrill.

Монотипный ряд.

Subsect. 2. Aristodracon A. Budantz. subsect. nov. — Inflorescentiae dissitae. Bracteae integerrimae vel aristato-dentatae, calyce breviores. Corolla coerulea vel helvola. Plantae perennes. Folia integerrima vel crenata.

Typus: *D. multicaule* Montbr. et Auch. ex Benth.

Соцветия расставленные. Прицветники цельнокрайные или остисто-зубчатые, короче чашечки. Венчик синий или палевый. Многолетники. Листья цельнокрайные или городчатые.

Тип: *D. multicaule* Montbr. et Auch. ex Benth.

Ser. 5. *Multicaulia* Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 470, descr. ross. — Verticillastri 2—4-flori. Bracteae integerrimae. Corolla helvola. Folia integerrima.

Typus: *D. multicaule* Montbr. et Auch. ex Benth.

Ложные мутовки 2—4-цветковые. Прицветники цельнокрайные. Венчик палевый. Листья цельнокрайные.

Тип: *D. multicaule* Montbr. et Auch. ex Benth.

Виды: *D. multicaule* Montbr. et Auch. ex Benth., *D. subcapitatum* (O. Kuntze) Lipsky.

Ser. 6. Setigera A. Budantz. ser. nov. — Verticillastri 2—4-flori. Bracteae integerrimae vel aristato-dentatae. Corolla helvola. Folia crenato-dentata.

Typus: *D. setigerum* Boiss. et Huet.

Ложные мутовки 2—4-цветковые. Прицветники цельнокрайные или остистозубчатые. Венчик палевый. Листья городчато-зубчатые.

Тип: *D. setigerum* Boiss. et Huet.

Виды: *D. setigerum* Boiss. et Huet., *D. kotschyi* Boiss., *D. polychaetum* Bornm., *D. surmandinum* Rech. fil.

Ser. 7. Renatiana A. Budantz. ser. nov. — Verticillastri biflori. Bracteae aristato-dentatae. Corolla coerulea. Folia integerrima.

Typus: *D. renatii* Emberg.

Ложные мутовки 2-цветковые. Прицветники остисто-зубчатые. Венчик синий. Листья цельнокрайные.

Тип: *D. renatii* Emberg.

Монотипный ряд.

Ser. 8. *Komaroviana* Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 469, descr. ross. — Verticillastri biflori. Bracteae integerrimae. Corolla helvola. Folia integerrima vel crenata.

Typus: *D. komarovii* Lipsky.

Ложные мутовки 2-цветковые. Прицветники цельнокрайные. Венчик палевый. Листья цельнокрайные или городчатые.

Тип: *D. komarovii* Lipsky.

Монотипный ряд.

Subgen. 2. *Fedtschenkiella* (Kudr.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 21 : 642. — Gen. *Fedtschenkiella* Kudr. 1941, Бот. мат. (Ташкент) 4 : 3; Y. Ch. Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 344. — Gen. *Dracocephalum* L. subgen. *Fedczenkiella* (Gontsch.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 473, nom. invalid.

Соцветия плотные или в нижней части расставленные, ложные мутовки 2—4-цветковые. Прицветники остисто-зубчатые, длиннее чашечки. Чашечка резко двугубая, прямая; желваки расположены между зубцами нижней губы. Венчик длиннее чашечки, синий или лиловый; верхняя губа прямая. Задние тычинки длиннее венчика, передние короче. Многолетники. Стебли разветвленные от основания с прямыми или восходящими ветвями. Листья цельные, городчато-зубчатые, на черешках.

Тип: *D. stamineum* Kar. et Kir.

Монотипный подрод.

Subgen. 3. *Ruyschiana* (Mill.) Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 240; Шишк. 1954, Фл. СССР, 20 : 471; W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 381. — Gen. *Ruyschiana* Mill. 1754, Gard. Dict. Abridg. ed. 4. — Sect. *Ruyschiana* (Mill.) Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 402.

Соцветие плотное, ложные мутовки 2—4-цветковые. Прицветники цельнокрайные или трехраздельные, равны или длиннее чашечки. Чашечка неясно двугубая, прямая, центральный зубец верхней губы чашечки обратнояйцевидный или ланцетный; желваки расположены между зубцами верхней и нижней губ. Венчик значительно длиннее чашечки, синий, палевый или розовый, верхняя губа согнутая. Тычинки скрыты под верхней губой венчика, пыльники опушенные. Многолетники. Стебли простые или в верхней части разветвленные, с прямыми ветвями. Листья цельные, цельнокрайные или перисторассеченные, сидячие.

Лектотип: *D. ruyschiana* L.

Ser. 1. *Euruyschiana* (Briq.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 471; W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 381. — § *Euruyschiana* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 240.

Прицветники и листья цельные. Семена неясно складчато-ячеистые.

Лектотип: *D. ruyschiana* L.

Виды: *D. ruyschiana* L., *D. argunense* Fisch. ex Link.

Ser. 2. *Austriaca* (Briq.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 20 : 472. — § *Austriaca* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 240.

Прицветники трехраздельные. Листья перисто-рассеченные. Семена бугорчато-морщинистые.

Лектотип: *D. austriacum* L.

Монотипный ряд.

ЛИТЕРАТУРА

Кудряшев С. Н. Новый род семейства губоцветных. — Бот. мат. (Ташкент), 1941, вып. 4, с. 3—20. — *Шишкин Б. К.* Род Змееголовник — *Dracocephalum* L. — В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, т. 20, с. 439—474; т. 21, с. 642. — *Bentham G. Labiatarum* genera et species. London, 1834. 783+LXVIII p. — *Bentham G. Dracocephalum* L. — In: *De Candolle A.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Vol. 12. Paris. 1848, p. 396—404. — *Briquet J. Dracocephalum* L. — In: *Engler A.*, *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil 4, Abt. 3a. Leipzig, 1896, S. 238—240. — *Huang Y. Ch. Fedtschenkiella* Kudr. — In: Flora Reipublicae Popularis Sinica. T. 65, pars 2. Peking, 1977, p. 344—346. — *Wang W. T. Dracocephalum* L. — In: Flora Reipublicae Popularis Sinica. T. 65, pars 2. Peking, 1977, p. 346—384, 591—592.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 IV 1986.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57)

НИКОЛАЙ ДМИТРИЕВИЧ НЕСТЕРОВИЧ
(25 VII 1903—27 XII 1984)

V. I. PARFYONOV, I. D. YURKEVICH, L. V. KRAVCHENKO.
NIKOLAI DMITRIYEVICH NESTEROVICH (25 VII 1903—27 XII 1984)

Н. Д. Нестерович — известный советский ботанико-дендролог, крупный ученый в области систематики, интродукции и биологии древесных растений, заслуженный деятель науки БССР, лауреат Государственной премии БССР, профессор, доктор биологических наук, академик АН БССР.

Н. Д. родился в 1903 г. в дер. Енцы Кормянского р-на Гомельской обл. — выходец из бедной крестьянской семьи. Трудовую деятельность начал помощником лесничего Хойнинского лесничества после окончания в 1926 г. Гомельского лесного техникума. Успешно окончив в 1931 г. лесохозяйственный факультет Белорусского лесотехнического института им. С. М. Кирова, где еще студентом проявил большую склонность к научно-исследовательской работе, молодой специалист был назначен заведующим Ленинским учебно-опытным лесничеством при институте и одновременно ассистентом кафедры лесоводства и лесных культур. В 1935 г. Н. Д. поступил в аспирантуру при АН БССР, где под руководством профессора С. П. Мельника уже в 1936 г. успешно защитил кандидатскую диссертацию «Гибридизация тополей». С этого времени вся его научная и производственная деятельность была неразрывно связана с развитием в БССР ботанико-дендрологической и биологической науки.

Свою научную деятельность Н. Д. продолжает в Центральном ботаническом саду (ЦБС) АН БССР, работая ученым секретарем, старшим научным сотрудником, а с 1940 г. — заведующим отделом дендрологии. Под его руководством и участии в предвоенный период была создана крупнейшая в европейской части СССР дендрологическая коллекция, насчитывающая свыше 1500 новых для условий Белоруссии видов интродуцентов из различных мест земного шара.

В годы Великой Отечественной войны ученый-патриот с первых дней находился в рядах Советской Армии. Парторг батальона, полка, старший инструктор политотдела дивизии, майор Н. Д. Нестерович прошел тяжелыми фронтовыми дорогами войны от Курско-Орловской дуги до Берлина.

Демобилизовавшись в 1946 г., Н. Д. возвращается к прерванной научной работе в ЦБС АН БССР, а затем переходит в Институт биологии АН БССР (ныне Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича), где руководит Отделом древесных растений, работает заместителем директора по науке.

В этот период определяется основное направление его исследований, посвященное проблеме интродукции и акклиматизации деревьев и кустарников в условиях Белоруссии, изучению актуальных теоретических и практических вопросов их плодоношения, внедрению в лесное хозяйство и зеленое строительство технически ценных и декоративных видов древесных интродуцентов. Результаты этих исследований он публикует в монографиях «Технически ценные древесные породы, внедряемые в леса БССР» (совместно с А. Ф. Ивановым и Н. И. Чекалинской, 1949 г.), «Акклиматизация древесных растений в зеленом строительстве и лесном хозяйстве БССР» (1950 г.), «Вьющиеся древесные растения для зеленого строительства БССР» (совместно с Чекалинской, 1951 г.), «Деревья и кустарники для зеленого строительства БССР» (совместно с В. П. Малеевым, П. Ф. Лысоконем и др., 1952 г.), «Шишки и семена хвойных пород Белорусской ССР» (совместно с Чекалинской, 1953 г.) и др. Научно-исследовательскую деятельность Н. Д. успешно сочетает с педагогической работой в Белорусском лесотехническом институте, где с 1948 по 1952 гг. читает курс лекций по лесным культурам.

В центре внимания Н. Д. — вопросы роста, зимостойкости и репродуктивной способности древесных экзотов, повышения их урожайности. Обобщая свои исследования, в 1954 г. он успешно защищает в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР докторскую диссертацию «Плодоношение интродуцированных древесных растений и перспективы их разведения в БССР». В капитальном труде по данной теме, опубликованном в 1955 г., он впервые изложил биологические закономерности цветения и плодоношения древесных интродуцентов в условиях БССР на примере 83 новых для республики видов древесных экзотов, результаты исследования влияния факторов внешней среды на репродуктивный процесс и разработки природного районирования территории республики для целей интродукции. Многолетние исследования биологии плодоношения интродуцированных древесных растений во многом определили в стране развитие целого направления в интродукции. Выход в свет этой монографии способствовал развитию аналогичных исследований в прибалтийских республиках, на Украине и в других регионах.

В последующие годы Н. Д. расширяет исследования по обогащению видового состава флоры Белоруссии новыми хозяйственно ценными видами древесных растений. Он разрабатывает теоретические положения внедрения экзотов в лесное хозяйство и зеленое строительство, ставшие фундаментом для развития интродукционных исследований в республике. Завершилась эта работа опубликованием трехтомного труда (общий объем — 942 с.) «Интродуцированные деревья и кустарники в БССР» (1959—1961 гг.), в котором подведены итоги исследований по интродукции в БССР древесных и кустарниковых растений из различных стран северного полушария. Исследованиями вскрыты биоэкологические особенности и закономерности сезонного развития новых для условий республики древесных растений. Для широкого внедрения в культуру и производство рекомендовано на территории БССР свыше 400 видов, для смежных областей и союзных республик — 276 видов древесных и кустарниковых растений. Этот труд в настоящее время является наиболее полной сводкой по систематике и интродукции деревьев и кустарников БССР. Разработанные в монографиях научные методы и приемы внедрения хозяйственно ценных экзотов по праву относятся к крупным достижениям отечественной интродукции древесных растений.

Круг научных интересов Н. Д. постоянно расширялся, ученый всегда в поиске нового. В дальнейшем он концентрирует усилия на углубленной разработке ряда малоизученных вопросов: отношение интродуцентов к влажности и кислотности почвы, к свету и температуре; изучает особенности транспирации, фотосинтеза, ритм роста, морфологические признаки почек, плодов и семян. Итоги этих комплексных исследований опубликованы Н. Д. и его учениками в 8 крупных монографиях, среди них «Плоды и семена лиственных древесных растений» (совместно с Н. И. Чекалинской и Ю. Д. Сироткиным, 1967 г.), «Влияние света на древесные растения» (совместно с Г. И. Маргайликом, 1969 г.), «Древесные растения и влажность почвы» (совместно с Т. Ф. Дерюгиной, 1972 г.), «Биология древесных растений» (1975 г.) и др. В монографиях приводится многолетний экспериментальный материал по изучению биологических особенностей аборигенных и интродуцированных древесных пород в связи с факторами внешней среды. Выяснены морфологические, анатомические и физиологические изменения роста и развития свыше 40 хозяйственно ценных видов древесных растений в зависимости от степени освещенности, минерального питания, влажности и кислотности почвы и на этой основе составлены оригинальные шкалы отношения 45 видов древесных растений к свету, 89 видов — к влажности и 40 видов — к кислотности почвы, послужившие для разработки мероприятий, направленных на повышение продуктивности лесов, улучшение качества и увеличение долговечности зеленых насаждений.

Большое внимание он уделяет внедрению результатов научных исследований в практику народного хозяйства. При его непосредственном участии и руководстве разработано и внедрено свыше 10 практических рекомендаций. Все они находят широкое применение в лесном хозяйстве и зеленом строительстве при закладке и выращивании посадочного материала в лесных питомниках, при создании лесных культур, озеленительных работах и т. д.

Весомый вклад внес Н. Д. в подготовку научных кадров: за период научной деятельности в институте под его руководством защищены 12 кандидатских и 1 докторская диссертация.

Итог активной творческой деятельности Н. Д. — более 200 печатных работ, включая 16 монографий, а научно-педагогической деятельности — образование белорусской научной школы дендрологов-интродукторов.

Заслуги Н. Д. в развитии биологической науки и подготовки научных кадров отмечены в 1956 г. высоким званием действительного члена АН БССР, в 1967 г. ему присуждается почетное звание Заслуженного деятеля науки Белорусской ССР. В 1976 г. Н. Д. и группа сотрудников за цикл работ по изучению морфологических, биологических и физиологических особенностей древесных растений удостоены почетного звания лауреата Государственной премии БССР.

Н. Д. в течение длительного времени был академиком-секретарем Отделения биологических наук (1956—1969 гг.) и вице-президентом АН БССР (1969—1973 гг.). За это время он внес большой вклад в решение важных задач организации биологической науки, совершенствование подготовки научных кадров, создание новых научно-исследовательских институтов.

Член КПСС с 1927 г. Н. Д. всю трудовую и научную деятельность связал с комсомольской, партийной и общественной работой. Будучи студентом техникума работал секретарем комсомольской организации. В институте руководил партийной организацией факультета, а затем всего института. Работая в АН БССР, он неоднократно избирался членом партийного комитета, заместителем секретаря, секретарем парткома АН БССР. Н. Д. дважды избирался членом Минского горкома КПСС, трижды — депутатом Исполнительного комитета депутатов Советского р-на г. Минска. Он был ответственным редактором журнала «Известия АН БССР» (серия биологических наук), заместителем главного редактора журнала «Доклады АН БССР», членом редколлегии Белорусской советской энциклопедии, состоял членом ученых советов ряда институтов, членом редколлегий многих изданий, почетным членом республиканского общества охраны природы. Большую работу проводил Н. Д. в Белорусском республиканском ботаническом обществе. Будучи почетным членом этого общества, членом Совета и Президиума, он активно содействовал организационной и научной деятельности белорусских ботаников.

Нельзя не отметить личные качества Н. Д.: скромность и простота в общении, отзывчивость и доброжелательность, высокое чувство долга снискали ему уважение научной общественности республики.

Плодотворная и многогранная деятельность белорусского ученого, его боевые заслуги на фронтах Великой Отечественной войны высоко оценены партией и правительством. Н. Д. был награжден двумя орденами Ленина, орденом Октябрьской Революции, орденом Красной Звезды, орденами Отечественной войны I и II степени, орденом «Знак Почета», десятью медалями, в том числе двумя «За боевые заслуги», медалями «За освобождение Варшавы», «За взятие Берлина», а также почетным знаком «50 лет пребывания в КПСС» и четырьмя почетными грамотами Президиума Верховного Совета БССР.

В. И. Парфенов, И. Д. Юркевич, Л. В. Кравченко.

Институт экспериментальной ботаники АН БССР,
Минск.

Получено 15 II 1983.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:581.55

Bioindication in terrestrischen Ökosystemen/Herausgegeben von Rudolf Schubert. — Jena: Gustav Fischer, 1985. 327 S. (**Биоиндикация наземных экосистем**/ Ред. Р. Шуберт. 1985)

L. G. NAUMOVA. (*A REVIEW*). BIOINDICATION OF TERRESTRIAL ECOSYSTEMS. 1985

В монографии, написанной учеными ГДР, рассматривается широкий круг вопросов, показывающий возможности оценки влияния разных антропогенных факторов на биологические системы разных уровней — от клетки до ландшафта. Детально описаны биоиндикационные реакции и растений, и животных, но мы, учитывая специфику журнала, рассмотрим в рецензии вопросы биоиндикации только по растениям, растительным сообществам и их сочетаниям, входящим в географический ландшафт. Обсудим также и общие вопросы биоиндикации.

Книга состоит из трех частей, в которых выделены главы, подглавы и разделы. Эта дробная рубрикация удобна для читателя, так как позволяет быстро ориентироваться в содержании книги и находить нужный материал.

Первая часть «Общие основы биоиндикации» (R. Schubert, с. 13—24) — небольшая и состоит из четырех глав. В ней изложены положения, которые в последующих частях книги досконально обосновываются и подтверждаются многими примерами (книга хорошо иллюстрирована, в ней 142 рисунка и 33 таблицы). Автор рассматривает два вида биоиндикации — специфическую и неспецифическую (примером второй может быть скорость роста растений, изменение которой вызывается разными факторами), различает первичную и вторичную индикации (в отечественной индикационной геоботанике этим понятиям соответствуют понятия прямой и косвенной индикации). Биоиндикаторы разделяются на сенситивные, т. е. реагирующие на стресс, но не накапливающие последствий реакции, и аккумулятивные (пример — накопление тяжелых металлов в тканях).

Интересно высказывание Schubert о зависимости возможностей биоиндикации от уровня биологической системы: чем ниже уровень, тем оперативнее и специфичнее реагирование системы (самый тонкий индикатор — биохимические изменения в клетке). В системах высших уровней — биоценозах, ландшафтах — реагирование видоизменяется и замедляется, по ним чаще возможна малоспецифичная и косвенная биоиндикация.

При биоиндикации как основе мониторинга предлагается различать ее пассивный и активный варианты. В случае пассивного мониторинга наблюдения проводятся за реакциями любых организмов и их систем, которые попали в сферу действия стрессора, при активном мониторинге используются специальные тест-растения с высокой чувствительностью и специфичностью реагирования на фактор, за которым ведется наблюдение.

Главы, написанные Schubert, на взгляд рецензента, самые интересные в книге. Можно высказать только одно замечание: индикация в широком понимании — это прогноз, а любой прогноз должен иметь определенную вероятность. Ни Schubert, ни другие авторы ни в одном из разделов книги не говорят о том, с какой вероятностью по изменениям структуры биологической системы можно прогнозировать изменение действия антропогенного фактора. Особенно важно учитывать вероятность при использовании в качестве индикаторов биологических систем высших уровней (начиная с популяции). Видимо, в этом случае будет эффективен подход индикационной геоботаники, который получил распространение в СССР — распознавание образов (Миркин, Розенберг, 1983).

Вторая часть «Ступени биоиндикации» (с. 25—183) состоит из пяти достаточно автономных и написанных разными авторами глав, которые посвящены биоиндикации на уровне от клетки до организма (биохимические и физиологические реакции, D. Schlee), организма (морфологические, биоритмические, поведенческие реакции, E. Jäger, B. Klausnitzer, J. Schuh), популяции (хорологические и динамические изменения, E. Jäger, E. Weinert, E. Rutschke, F. Tietze, W. Fritsche, R. Walter), биоценоза (E. G. Mahn, J. Prasse), ландшафта (St. Klotz).

При характеристике биохимических реакций на стресс рассматривается целый ряд биохимических и физиологических показателей.

Подробно в книге анализируются морфологические изменения растений, которые используются при биоиндикации, поскольку наблюдения этих изменений очень доступны и дают возможность оценки, например степени загрязнения атмосферы, даже неспециалистами (окраска листьев, изменение их формы, пятна, изменения типа ветвления и направления роста и т. д.). Описаны тестовые растения, которые можно применять при активном мониторинге: некоторые сорта табака для озонового мониторинга, *Lepidium sativum* — для оценки загрязнения почв солями свинца и хлористым натрием, а также для оценки загрязнения атмосферы выхлопными газами. Липа оказывается хорошим индикатором на соль в талых водах (которая вносится для ускорения таяния снега). Продолжительность жизни хвои сосны и некрозы хвои могут быть достоверными индикаторами содержания в атмосфере сернистого газа и т. д.

Использование биоритмических реакций организмов, как указывают авторы, — новый аспект биоиндикации. Индикатором может быть нарушение циркадного режима устьиц, изменение ритмики цветения. Из признаков популяций для биоиндикации могут быть использованы продуктивность, плотность, возрастной состав, ареал. Стресс может вызвать замену генеративного размножения полностью вегетативным (лишайники в загазованных городах часто вообще не имеют плодовых тел). Приводятся данные об отборе экотипов, устойчивых к различным загрязнителям, включая и тяжелые металлы. Так, довольно быстро отбираются экотипы *Agrostis stolonifera*, устойчивые к соли, *A. tenuis* — к меди, причем экотипы морфологически хорошо различаются.

Подробно рассматриваются изменения ареалов растений под влиянием человека — сокращения ареалов лесных видов при уменьшении лесистости территории и, напротив, расселение большого числа рудеральных растений, хотя в период после 1950 г. их разнообразие начало уменьшаться. Вследствие загрязнения водоемов сокращаются ареалы многих водных растений, но солестойкие виды, наоборот, в последние десятилетия расширяют свои ареалы за счет вторичного засоления орошаемых земель и использования поваренной соли для ускорения таяния снега на дорогах в городах.

Давая общую оценку изменениям фитоценозов под действием стрессоров антропогенного происхождения, авторы подчеркивают, что при этом далеко не всегда снижается видовое разнообразие. При загрязнениях олиготрофных местообитаний число видов обычно возрастает. Для изучения динамики состава биоценозов авторы рекомендуют пользоваться методом постоянных квадратов, длительными сроками наблюдений и оценивать изменения в сообществах коэффициентами сходства и индексами видового разнообразия.

Оценивая антропогенные изменения ландшафтов, по мнению авторов, нужно пользоваться понятием «потенциальная растительность» Р. Тюксена, это вполне оправдано и вошло в практику работы советских картографов, которые составляют карты восстановленной растительности. Терминология, использованная для выделения внутриландшафтных единиц, представляется рецензенту не совсем удачной. В качестве такой единицы авторы используют экотоп, который разделяют на физиотоп (с подразделением на морфотоп, педотоп, климатоп, гидротоп) и биоценотоп (фитотоп и зоотоп). Советские географы и фитоценологи в качестве элементарной слагающей ландшафта принимают биогеоценоз, подразделяя его на биоценоз и экотоп. Этот вариант терминолотии более удачен, так как слово «экотоп» в лингвистическом значении может выражать только совокупность условий среды, но не все единство живого и неживого в ландшафте.

Принципиальные изменения растительности ландшафта рассмотрены по Х. Элленбергу: отток органических и минеральных элементов из ландшафта, их приток, отравление ландшафта загрязнителями и как следствие этого — изменение видового состава ландшафта. Оценивать изменения ландшафта предлагается по изменению долевого участия терофитов, неофитов (при усилении антропогенных нагрузок на ландшафт представленность видов этих групп увеличивается) и видов натурального ландшафта (их доля соответственно уменьшается).

Заканчивая обсуждение второй части книги и соглашаясь с авторами, что очень важна оценка разнообразия видов и отдельных биоценозов и целого ландшафта, можно рекомендовать им использовать широко распространенную в англоязычной экологии систему из трех типов разнообразия — альфа (внутри сообщества), бета (между сообществами) и гамма (всего ландшафта). Это было бы уместно, скажем, при оценке влияния гербицидов, которые за счет «гомогенизации» уменьшают бета-разнообразие. В то же время при эвтрофировании ландшафтов повышается альфа-разнообразие и может снижаться бета-разнообразие за счет нивелирования различий между местообитаниями и т. д.

В третьей части книги «Области применения биоиндикации» (с. 184—274) описана методика оценки интенсивности действия разных антропогенных стрессоров по биоиндикаторам, относящимся к разным уровням биологических систем.

В главе о биоиндикации для контроля окружающей среды (R. Schubert, E. G. Mahn, W. Hilbig) в отдельных разделах рассматривается оценка загрязнения воздуха, почвы, прибрежных и «полуназемных» экосистем. Для индикации чистоты атмосферы рекомендуется использовать лишайники и мхи, причем отмечается, что мхи, особенно печеночники, часто бывают более чувствительными индикаторами. Для активного мониторинга предлагается специальный прибор «бриометр», тест-растением в котором является *Marchantia polymorpha*. При пассивном мониторинге чаще применяются лишайники, причем по их составу рекомендуется проводить расчет специального «японского индекса атмосферной чистоты». Загрязнения могут оцениваться по общему состоянию и особенно по приростам древесных растений, по травяным сообществам (после выпадения менее толерантных к загрязнению видов более толерантные пышно разрастаются).

Много внимания уделено оценке изменения условий под влиянием эрозии почв, а также мелиорации — осушения и орошения. Приводится список индикаторных групп видов. Для временно пересыхающих почв — три группы видов (кислых и бедных почв, умеренно кислых, карбонатных), для мокрых почв — аналогичные группы по реакции почвенного раствора. Отдельно приведены индикаторные виды для высокогорных местообитаний и глинистых периодически пересыхающих местообитаний, индикаторы засоления, свежих почв, переменности увлажнения, накопления в почве тяжелых металлов, повреждений травяного покрова, перевыпаса. Указаны также индикаторные группы видов для пахотных земель (11 групп). Всего в таблицах приведено 272 вида — это ценный справочный материал по экологии видов местообитаний, испытывающих антропогенные нагрузки. Тем не менее использовать эти данные нужно осторожно, так как индикационные возможности одних и тех же видов в разных районах могут быть различными.

В главе о биоиндикации массовых вспышек вредителей, обусловленных антропогенными стрессорами (Th. Wetzel, E. G. Mahn, W. Fritsche), подробно обсуждаются вопросы, связанные с массовым развитием сорных видов (как в естественных и полуестественных биоценозах, так и на полях). Отмечается, что при длительном применении гербицидов происходит «гомогенизация» состава сегетальных сообществ за счет уменьшения видового разнообразия при выпадении неустойчивых к гербицидам сорняков, но при этом массово развиваются устойчивые к гербициду виды. В результате общая засоренность при применении гербицидов может даже возрастать.

Глава «Биоиндикация процесса формирования ландшафтов, мероприятия по уходу за ними и охрана природы» (P. Hentschel) посвящена вопросам оптимизации структуры антропогенного ландшафта для обеспечения его сохранности. Подчеркивается необходимость снижения побочных влияний применения пестицидов и удобрений (ограничение сферы их действия только теми участками, где они применялись). В целом контроль окружающей среды должен опираться на мониторинг ее и методы биоиндикации, которые позволяют выявить и оценить ранние стадии развития нежелательных процессов (таких, как анализ состояния энзимов в растениях).

На постоянный мониторинг изменений ландшафта должна опираться система охраны природы, которая обеспечивает сохранение тех сообществ и видов, которым угрожает исчезновение. Обсуждаются различные формы охраны природы — рефугиумы, природные музеи, научно-исследовательские территории (лаборатории в природе), заповедники.

В книге имеются указатели терминов и латинских названий упомянутых видов, обширная библиография из 775 работ. Несколько удивляет почти полное игнорирование авторами работ советских исследователей. Они процитировали только три работы (Rabotnov, 1974; Заугольнова, 1977; Федотов и др., 1979), а по затронутым в книге вопросам есть десятки работ советских авторов. В особенности досадно, что без внимания остались работы эстонских исследователей Х. Х. Трасса и Ю. Л. Мартина, которые много сделали в области лихеноиндикации и были организаторами нескольких симпозиумов по проблеме антропотолерантности растительности.

Общая оценка книги — самая высокая. Участие большого числа авторов не повредило ее цельности, в этом заслуга редактора R. Schubert. Целесообразно перевести монографию на русский язык, так как она будет полезна специалистам самых различных областей биологии, географии и почвоведения, занимающимся мониторингом антропогенных процессов в ландшафте.

ЛИТЕРАТУРА

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 133 с.

Л. Г. Наумова.

Башкирский государственный педагогический институт,
Уфа.

Получено 25 II 1986.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.34

Бот. журн., т. 72, № 2

В. И. Парфенов, Г. А. Ким, Г. Ф. Рыковский. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. — Минск: Наука и техника, 1985. 296 с. Т. 1020. Ц. 2 р. 10 к.

E. P. MATVEYEVA. *V. I. PARFYONOV, G. A. KIM, G. F. RYKOVSKY.*
ANTHROPOGENIC CHANGES IN FLORA AND VEGETATION OF BYELORUSSIA. 1985

Флора и растительность Белоруссии довольно хорошо изучены и освещены в многочисленных публикациях. Рецензируемая книга рассматривает разные аспекты изменения ее флоры и растительности с начала XX в. под влиянием многих факторов антропогенного воздействия.

Монография состоит из «Предисловия», трех глав, списка литературы, указателя латинских названий заносных растений, упоминаемых в тексте, аннотации на русском и английском языках и оглавления.

В «Предисловии» (с. 5—11) отмечается мощное современное антропогенное воздействие на все живое на Земле, особенно усилившееся в XX в. в густонаселенных и промышленно развитых регионах, каким является Белоруссия. В этой связи возникла настоятельная необходимость организации защиты живых природных объектов, которые исчезают буквально «на глазах». В рецензируемой книге приведены результаты многолетних (1968—1983 гг.) специальных исследований ее авторов и других ученых. Следует заметить, что антропогенные воздействия на природу неправомерно названы авторами «геологической силой» (с. 5) — эти понятия неоднозначны. В отличие от геологических антропогенные процессы управляемы.

Глава 1 (с. 12—200) «Влияние антропогенных факторов на динамику флоры и растительности» состоит из 10 разделов. В первом из них рассматривается динамика флоры и растительности под влиянием осушения (с. 12—52).

Проведенные повторные исследования показали, что без осушения флора и растительность долины р. Лани за многие годы изменялись незначительно, после осушения часть фитоценозов исчезла вследствие сельскохозяйственного освоения территории, а на сохранившихся от освоения площадях произошли постепенные изменения видового состава, структуры и продуктивности растительности. Возникла острая зависимость продуктивности объектов от метеорологических факторов, особенно количества осадков. Как и следовало ожидать, в результате осушительной мелиорации на протяжении 13 лет исходные фитоценозы мезогидрофильного и гидромезофильного рядов сменились более мезофильными сообществами, уменьшилось обилие осоковых за счет увеличения злаков, изменилась структура сообществ.

Авторы освещают вторичные посткатастрофические смены развития искусственных фитоценозов, созданных на месте естественных лугово-болотных сообществ после осушения и искусственного залужения территории. Рассматривается пример залужения тимофеевкой луговой с клеверами (луговым, гибридным, ползучим), которое дало положительный результат только в первые годы, а в последующие имело место вырождение таких посевов при внедрении многих аборигенных видов. Как правильно указывают авторы в конце этого раздела, в ряде случаев при осушении надо ориентироваться не на тимофеевку с клеверами, а на канареечник тростниковидный. К этому надо добавить, что вообще при создании долголетних сеяных лугов следует ориентироваться на более широкий ассортимент травосмесей, пригодных для разных экологических условий, как природных, так и при осушении, что хорошо известно из отечественной и зарубежной литературы по луговодству.

В разделе «Динамика луговых фитоценозов под влиянием орошения» (с. 52—59) приведены результаты неудачного опыта, давшего отрицательные результаты. Но в заключении раздела авторы по литературным данным делают правильные выводы о том, что с помощью орошения, посева соответствующих видов ценных кормовых трав и удобрений можно получать устойчивые высокие урожаи. Для этого не стоило приводить данные неудачных исследований.

В разделе «Динамика флоры и растительности под влиянием сенокошения и выпаса» (с. 59—108) детально проанализированы новые данные на материалах Березинского заповедника, в частности лугов долины р. Березины. Авторы приходят к заключению, что характер воздействия длительного выпаса на различные типы пойменных лугов и виды растений, выявленный в пойме верхнего течения р. Березины, аналогичен тому, что был установлен ранее в пойме р. Горыни (Круганова и др., 1960; Ким, 1971), а также для различных типов лугов в разных географических зонах СССР. То же следовало сказать и о влиянии скашивания и заповедности лугов.

В разделе «Динамика флоры и растительности под влиянием сельскохозяйственного освоения территории» (с. 108—117) сообщается об истории освоения естественной растительности Белоруссии под пашню в разных ее регионах, на разных типах почв. Отмечается, что за последнее время прирост посевных площадей идет за счет гидромелиоративных работ, в частности осушения торфяно-болотных и заболоченных минеральных почв. Далее дается перечень сорных растений по агроклиматическим областям республики и подчеркивается, что основными экологическими факторами, влияющими на состав и численность сорно-полевых группировок, являются конкретные почвенно-грунтовые условия, а именно обеспеченность почв минеральными питательными веществами и влагой.

В разделе «Демутационные смены растительности на залежах» (с. 117—168) дан обзор восстановительных смен растительности на залежах разного возраста за период от 1 года до 35 лет. Выводы по наблюдениям сделаны на основании тщательного анализа табличного материала (табл. 26—47). Приведена единая схема демутации естественной растительности на залежах материковой равнины. Схема демутаций залежей на Витебской равнине сходна с таковыми и других областей Нечерноземья, на что обращают внимание и авторы монографии.

В следующем разделе «Динамика флоры и растительности под влиянием рубки леса и лесных пожаров» (с. 168—177) нет ничего нового, так как по этим вопросам давно существует обширная публикация.

В разделе «Динамика флоры и растительности под влиянием разработки полезных ископаемых открытым карьерным способом» (с. 177—180) сообщается, что на карьерах и отвалах самозарастание идет разными путями. Авторы выявили разные флористические комплексы: на меловых карьерах — это кальцефильный антропофитный комплекс видов растений; на сухих и свежих песчаных — апофитный комплекс псаммофитов; на глинистых субстратах и отвалах вскрышных пород доломитовых карьеров — специфические виды, апофиты суглинистых почв. Отмечается, что нарушение природной растительности часто ведет к исчезновению редких видов растений, а по песчаным открытым пространствам расселяются псаммофиты с расширением их естественного ареала. Таков полезный вклад авторов в познание процессов зарастания техногенных объектов республики.

В разделе «Динамика флоры и растительности, изменение границ ареалов под влиянием засоления» (с. 180—185) отмечается, что засоление как антропогенный фактор возникло в Белоруссии недавно, когда началась разработка месторождения калийных солей, а также в результате добычи сильвинита и складирования промышленных отходов солей. Кроме того, сильвинитовые обогатительные фабрики с дымом выбрасывают в атмосферу солевую пыль, оседающую постепенно на почве, а также двуокись серы и хлористый водород. Накопление хлоридов неблагоприятно влияет на большинство сельскохозяйственных культур и на природную флору и растительность. Проведенные исследования выявили несвойственный Белоруссии синантропный галофитный комплекс из 38 сосудистых растений и их галофитные группировки. Отмечается изменение внешних форм, окраски растений и анатомических структур. Для *Spergularia marina* и *Puccinella distans* приведены эколого-географические характеристики, показывающие отклонение ареалов этих видов в связи с солевым загрязнением. Рассмотренный раздел представляет научный и прикладной интерес, содержит новые сведения.

В разделе «Антропогенные изменения границ ареалов, динамика флоры и растительности под влиянием строительства населенных пунктов» (с. 185—193) рассматриваются данные исследований, проведенных в крупных промышленных городах (Минск, Витебск, Гродно, Брест, Могилев, Гомель) и некоторых районных центрах.

С наибольшей полнотой изучена флора г. Минска, где выявлено 726 видов, в том числе 535 аборигенных и 191 аллохтонный, что может служить моделью синантропных флористических комплексов других промышленных центров Белоруссии. Анализ флоры крупного города показал, что его хозяйственно-бытовая деятельность приводит к разрушению и дестабилизации естественного растительного покрова, появлению почвенно-грунтовых обнажений и экотопов с субстратом искусственного происхождения. В урбанизированной среде сокращается доля лесных, луговых, болотных, прибрежно-водных растений и возрастает роль видов открытых травяных группировок, кустарниковых зарослей, а также интродуцированных растений и формируются условия, благоприятствующие произрастанию более южных растений. Проведенные исследования и анализ полученных материалов позволяют использовать их при формировании озеленения городов с привлечением местной и инорайонных флор.

Раздел «Антропогенные изменения границ ареалов, динамика флоры и растительности под влиянием прокладки транспортных путей» (с. 193—200) начинается сообщением о транспортной сети республики, ее значении для народного хозяйства и негативных аспектах ее эксплуатации. Все виды транспорта так или иначе нарушают природную флору и растительность. Особое внимание авторы уделяют адвентивной флоре железных дорог, по которым в республику проникло много заносных видов. Всего же выявлено на коммуникациях железных и автомобильных дорог 846 видов высших сосудистых растений. Они встречаются рассеянно или формируют группировки разной степени устойчивости. Распространяются и карантинные сорняки, с которыми надо своевременно вести борьбу.

В главе 2 «Тенденции изменения структуры растительного покрова Белоруссии» (с. 201—217) даны теоретическое обоснование всего ранее рассмотренного материала исследований и анализ литературы, упомянутой в разных разделах первой главы. Подчеркивается исключительно большое значение антропогенных факторов в процессе преобразования флоры и растительности Белоруссии, ведущих к обеднению природных флористических комплексов и обогащению их синантропными элементами. Указывается, что за последние 100—120 лет из состава флоры республики выпало около 50—60 видов растений. Значительное число видов сократило свои ареалы, а часть из них находится на грани исчезновения. В связи с осушением и интенсивным освоением территории лугов и болот наблюдается тенденция изменения экологического облика их флоры и растительности в направлении ксерофитизации.

Природная флора и растительность, которые сохраняются в заповедниках и заказниках на достаточно больших площадях, постепенно тоже будут подвергаться антропогенному воздействию. Соображения, высказанные в рассмотренной главе, представляют большой теоретический интерес и позволяют продумать защитные реакции на негативные явления антропогенных факторов, что и делается при организации заповедного дела.

Глава 3 «Научные основы охраны флоры и растительности Белоруссии» (с. 218—275) является логическим и практическим завершением всего ранее сказанного. В настоящее время в Белоруссии разработан комплекс мероприятий и проводится реализация природоохранных приемов. Отобрано для «Красной книги» республики 85 видов растений, из них 20 ранее рекомендовано для «Красной книги СССР». Эти растения подлежат наиболее действенной охране и изучению. Заслуживают первоочередной охраны и уникальные фитоценозы, к числу которых принадлежат популяции *Abies alba*, *Osmunda regalis*, *Hedera helix* и др. В качестве отдельных памятников природы сохраняется около 20 объектов ценных лесных насаждений общей площадью около 600 га. Это большей частью островные местонахождения *Picea abies* и вековые насаждения *Quercus robur*. Охранять же необходимо наряду с редкими и достаточно распространенные природные фитоценозы основных формаций лесной, луговой, болотной и водной растительности, ибо со временем и они могут стать редкими, исчезающими и исчезнувшими. Восстановление и расширение их площади имеют научное и прикладное значение.

В настоящее время в Белоруссии имеется два государственных заповедника — Березинский и Припятский (общая площадь 138 тыс. га), два государственных заповедно-охотничьих хозяйства — Беловежская пуща и Телеханское (985 тыс. га), 58 заказников, в том числе 8 гидрологических (3 тыс. га), 1 лесной (0.5 тыс. га), 12 ботанических — лекарственных растений (142.7 тыс. га), 20 клюквенников (26.6 тыс. га), 7 озерных (7.8 тыс. га), 6 охотничьих (387.5 тыс. га). Отмечаются трудности сохранения в них заповедного режима.

По мнению авторов, Белоруссия «должна представлять собой экологически сбалансированный природно-техногенный комплекс, т. е. экологически совместимое сочетание естественных природных территорий и территорий умеренного и интенсивного хозяйственного освоения» (с. 275), с чем нельзя не согласиться.

Монография заканчивается Списком литературы из 232 наименований, в том числе 22 иностранных авторов, и Указателем названий заносных растений, упоминаемых в тексте. Следовало бы поместить и общий список растений, названных в работе.

Заканчивая рецензию, следует отметить неравнозначность разных глав и разделов монографии. Самая большая первая глава в первых разделах несет сведения, уже достаточно хорошо освещенные в более ранних публикациях разных авторов как по Белоруссии, так и Нечерноземной зоне РСФСР в целом.

Наиболее обстоятельные частные сведения приведены в разделах о динамике растительности лугов, но и они не несут ничего принципиально нового. Более оригинальную информацию имеют разделы по динамике флоры и растительности под воздействием разработки полезных ископаемых открытыми карьерами и под влиянием засоления, не типичного для природных условий Белоруссии.

С большим интересом читаются главы 2 и 3, где в сущности ведется общее теоретическое осмысление конкретного материала первой главы и имеющейся литературы, продумываются практические аспекты охраны и природопользования флоры и растительности республики в целом. Сообщаются интересные конкретные показатели по флоре и растительности, о заповедниках и заказниках, о перспективах будущего формирования природного растительного покрова в сочетании с сельскохозяйственными, техногенными и иными объектами. Книга хорошо оформлена, легко читается и содержит много таблиц. К сожалению, не указаны авторы разных глав и разделов, что не позволяет судить о характере и доле участия каждого в общей работе.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 III 1986.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9(478.9)

Бот. журн., т. 72, № 2

Растительный мир Молдавии. Книга I. Лесные растения (сосудистые)/ Отв. ред. Т. С. Гейдеман. — Кишинев: Штиинца, 1986. 296 с. Т. 4120. Ц. 4 р. 90 к.

N. N. TSVELEV. (*A REVIEW*). PLANT WORLD OF MOLDAVIA. BOOK I. SYLVAN PLANTS (VASCULAR). 1986

Молдавское издательство «Штиинца» выпустило книгу «Растительный мир Молдавии. I. Лесные растения (сосудистые)», подготовленную коллективом авторов под редакцией А. А. Чеботаря (гл. редактор), Т. С. Гейдеман (отв. редактор) и Л. П. Николаевой (зам. отв. редактора). По замыслу авторов эта книга — первая из пяти книг серии, которая должна охватить всю флору Молдавии. Особенность этого издания состоит в том, что виды растений расположены в ней не в систематическом порядке, а по основным типам растительности: первые две книги посвящены сосудистым растениям лесов, лесных полян и опушек, третья — грибам, лишайникам и мохообразным лесов, четвертая — растениям лугов, засоленных почв и переувлажненных местообитаний, пятая — растениям степей, каменистых и глинистых склонов, а также сорнякам.

В рецензируемой книге виды растений сгруппированы по основным жизненным формам: деревья (37), кустарники (25), лианы (3) и травы, причем последние, представленные наибольшим числом видов, в свою очередь распределены по сезонной ритмике цветения на весенние (73), раннелетние (72) и осенние (13). Для каждого вида приведены сведения о его распространении в Молдавии и за ее пределами, его экологии, биологических особенностях и хозяйственном использовании, а также дан диагноз, набранный петитом. Почти все виды изображены на цветных фотографиях или на штриховых рисунках. Таким образом, эта книга может служить и как определитель растений, доступный каждому любителю природы, и как источник самых разнообразных сведений о видах. Расположение видов по экологическому плану, на наш взгляд, вполне оправдано и представляет несомненное удобство для читателей. С этой книгой можно пойти в лес в любое время сезона вегетации, начиная с ранней весны, и без особого труда выяснить, какие растения в нем встречаются и чем они интересны. Научно-популярное и природоохранное значение этой книги трудно переоценить. Фактически серия книг о растительном мире Молдавии будет представлять полную биологическую флору Молдавии, в какой-то степени приближающуюся к издаваемой в настоящее время под редакцией Т. А. Работнова «Биологической флоре Московской области». Конечно, в последней «флоре» приводятся значительно более полные сведения о биологии видов, но сводка «Растительный мир Молдавии», хотя и в краткой форме, дает сведения о всех видах флоры. В ней легко можно найти необходимые сведения по любому виду.

Всего в первую книгу серии включены 285 видов молдавской флоры сосудистых растений, насчитывающей примерно 2000 видов. В начале книги имеются разделы, дающие очень краткую, но совершенно необходимую информацию о природных условиях Молдавии и о ее лесах. Такие разделы предполагается давать и в других книгах серии. Кроме современных, уточненных по последним сводкам латинских названий растений, приведены как русские, так и молдавские названия видов. Вполне уместны в книге краткие сведения о находках отдельных родов и видов в ископаемом состоянии на территории Молдавии.

Критических замечаний у нас немного, так как книга подготовлена для печати весьма тщательно. Прежде всего нельзя не упомянуть о довольно низком качестве типографского воспроизведения цветных фотографий, многие из которых даны в неестественно синих тонах, что, конечно, нельзя ставить в упрек их авторам. На с. 73 и 74 перепутаны рисунки двух видов вяза (*Ulmus*). По-видимому, то же самое можно сказать и о двух видах перловника (*Melica*) на с. 260 и 261. На с. 119 вместо *Carex digitata* изображена скорее *C. contigua*. На с. 159 было бы лучше изобразить более типичный экземпляр *Ranunculus auricomus*, а не особый «микровид» этой группы, промежуточный между *R. auricomus* s. str. и *R. cassubicus*.

Не всегда легко распределить виды травянистых растений по сезонной ритмике цветения, однако в книге такое распределение проведено, на наш взгляд, очень успешно. Некоторые сомнения вызывает у нас лишь отнесение к раннелетним растениям *Adoxa moschatellina* (с. 171) и *Serratula tinctoria* (с. 213). Первый из них лучше считать весенним растением, а второй — летним. Из видов, отнесенных к летним растениям, *Galeobdolon luteum* (с. 245) лучше отнести к весенним растениям, а виды родов *Melica* и *Platanthera* — к раннелетним. Имеются трудности и при распределении отдельных видов по основным типам растительности, так как некоторые из них встречаются в нескольких типах растительности. Из приведенных в книге лесных видов в число луговых видов, может быть, следует перенести *Asparagus polyphyllus* (с. 176) и *Leontodon autumnalis* (с. 257).

В целом рецензируемая книга производит самое хорошее впечатление, она и красиво оформлена. Нет никакого сомнения в том, что книга будет встречена с большим интересом не только ботаниками, но и всеми любителями природы в нашей стране и за рубежом и послужит хорошей основой для еще более полного изучения, охраны и рационального использования растительного мира Молдавии. Остается только пожелать скорейшего выхода в свет остальных книг серии.

Н. Н. Цвелев.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 VI 1986.

Таблица I. *Pleuromeia sternbergii.*

1—5 — экз. № 1—5/12 452, фрагменты стеблей, ×1. Южное Приморье, о. Русский, бухта Парис; нижний триас, оленёкский ярус. Сборы И. В. Бурия, 1964 г. (№ 3, 4/12 452); И. Н. Сребродольской, 1965 г.; *6* — экз. № 6/12 452, отпечаток и противоотпечаток стебля, ×1. Среднее Приамурье, юго-восточные отроги хр. Большие Чурки, район пос. Бабстово. Сборы Т. М. Окуневой, 1965 г.; *7* — экз. № 7/12 452, фрагмент поверхности стебля с листовыми рубцами: *7а* — ×1, *7б* — ×2. Южное Приморье, о. Русский, бухта Парис; нижний триас, оленёкский ярус. Сборы Сребродольской, 1965 г.; *8—11* — экз. № 8—11/12 452, фрагменты листьев, ×1. Южное Приморье, район Второй Речки; нижний триас, оленёкский ярус. Сборы Сребродольской, 1965 г.; *12*, *13* — экз. № 12, 13/12 452, фрагменты листьев, ×1. Южное Приморье, о. Русский, бухта Парис; нижний триас, оленёкский ярус. Сборы Сребродольской, 1965 г.; *14* — экз. № 14/12 452, фрагмент листа, ×1. Южное Приморье, в основании левого склона долины р. Сибичуан (приток р. Таудеми, впадающей в залив Восток); нижний триас. Сборы И. К. Пущина, 1958 г.

Таблица II. *Pleuromeia sternbergii.*

1 — экз. № 15/12 452, нижняя часть стебля, переходящая в ризофор, ×1. Южное Приморье, о. Русский, бухта Парис; нижний триас, оленёкский ярус. Сборы Сребродольской, 1965 г.; *2*, *3* — экз. № 16, 17/12 452, фрагменты ризофоров: *2а*, *3а* — ×1; *2б*, *3б* — ×2. Там же. Сборы те же; *4* — экз. № 18/12 452, фрагмент стробила, ×1. Там же. Сборы те же; *5*, *6* — экз. № 19а, б/12 452, фрагменты одного стробила, ×1. Южное Приморье, район Второй Речки; нижний триас, оленёкский ярус. Сборы Бурия, 1964 г.; *7* — экз. № 20/12 452, фрагмент верхушки стробила, ×1. Южное Приморье, о. Русский, бухта Парис; нижний триас, оленёкский ярус. Сборы Сребродольской, 1965 г.; *8* — экз. № 21/12 452, участок оси стробила с рубцами от спорофиллов, × 4. Там же. Сборы Бурия, 1964 г.; *9—14*, *16* — экз. № 22—27, 29/12 452, спорофиллы, ×1 (*9б* — ×3). Там же. Сборы Бурия, 1964 г. (№ 22, 24/12 452); Сребродольской, 1965 г.; *15* — экз. № 28/12 452, спорофилл, ×1. Южное Приморье, восточное побережье Уссурийского залива, мыс Ком—Пихо—Сахо; нижний триас, оленёкский ярус. Сборы Бурия, 1959 г.; *17* — экз. № 30/12 452, спорофилл, ×1. Южное Приморье, в основании левого склона долины р. Сибичуан (приток р. Таудеми, впадающей в залив Восток); нижний триас. Сборы Пущина, 1958 г.

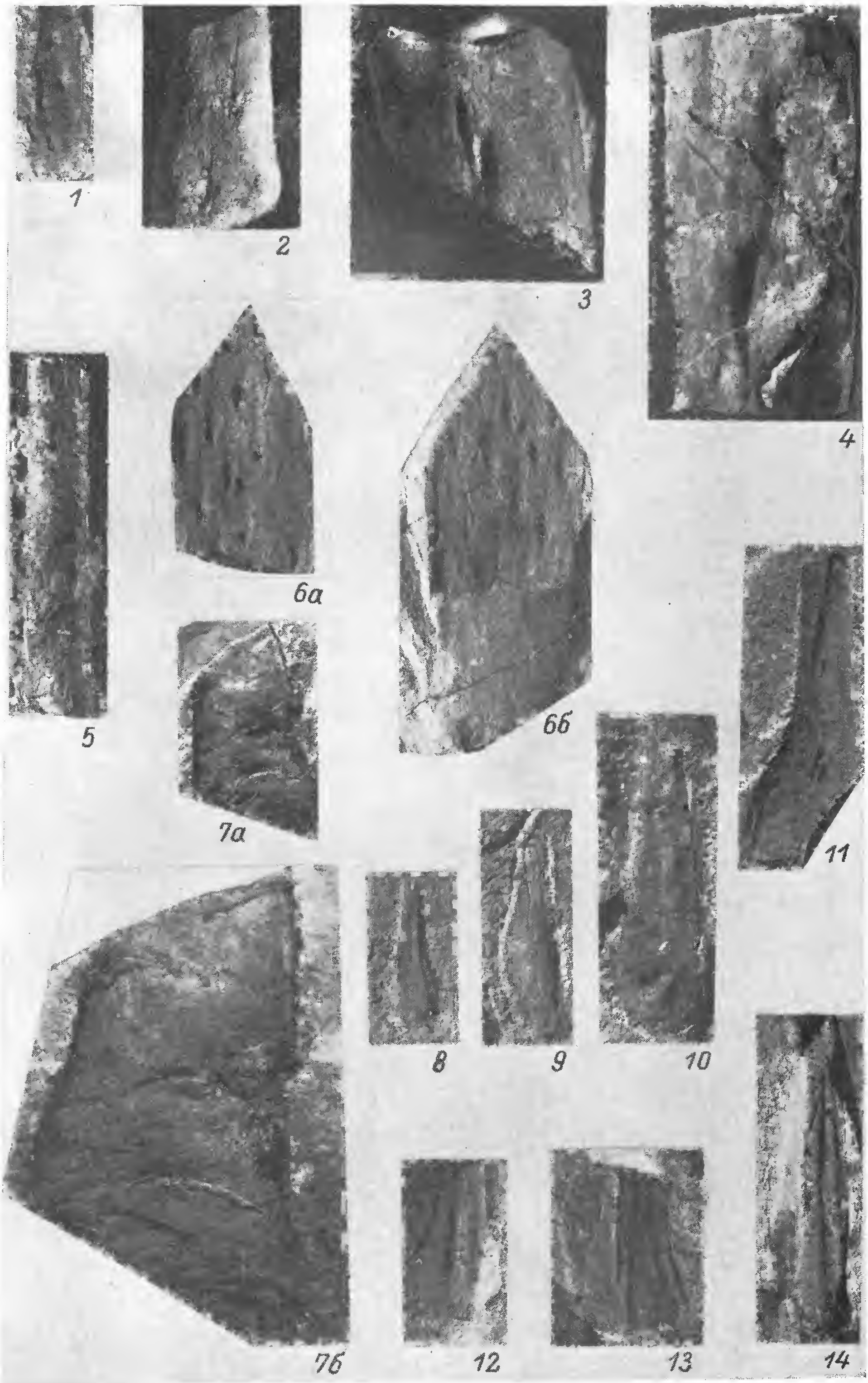


Таблица I. *Pleuromeia sternbergii*.
Объяснения на с. 280.

К с. 143.

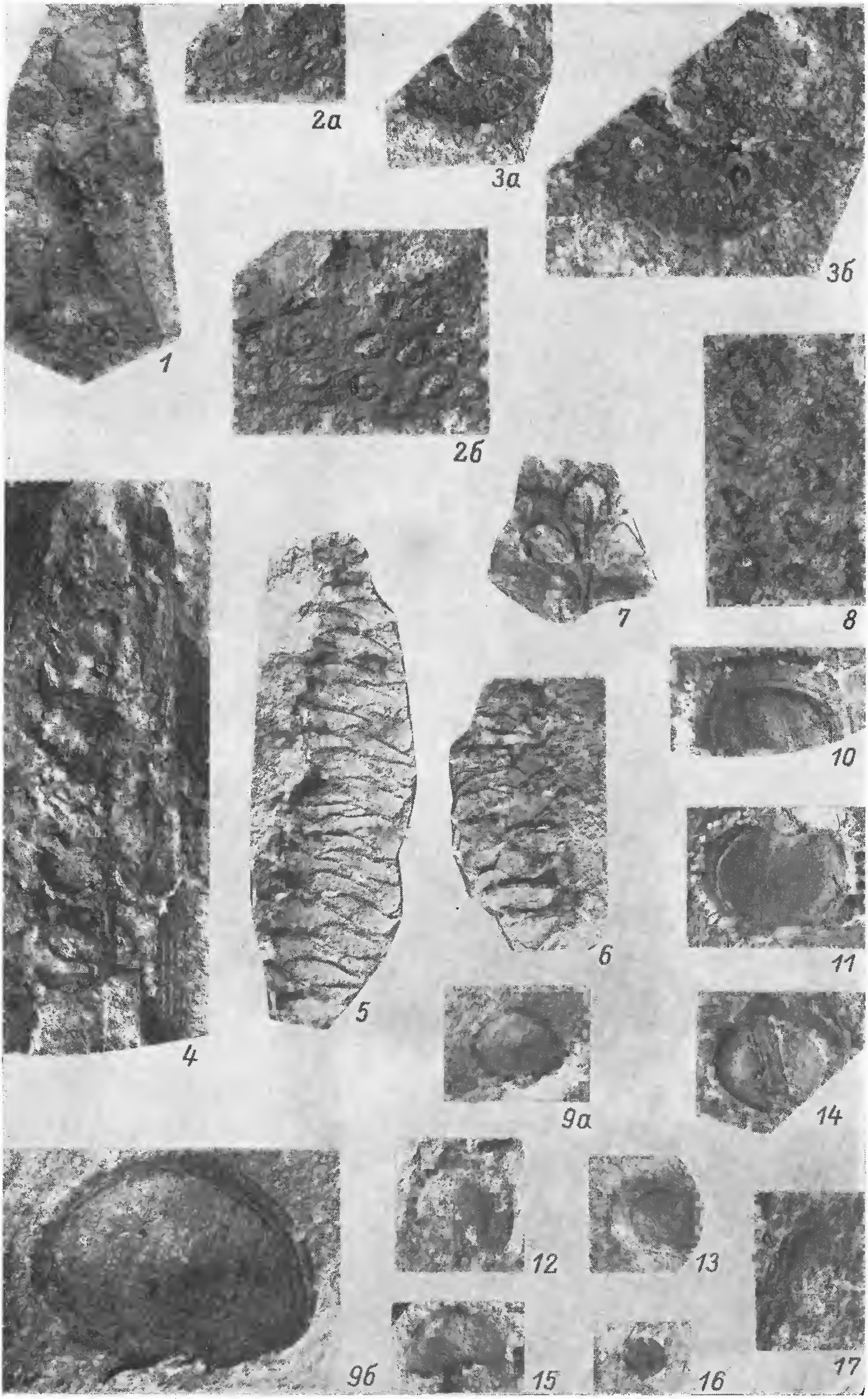
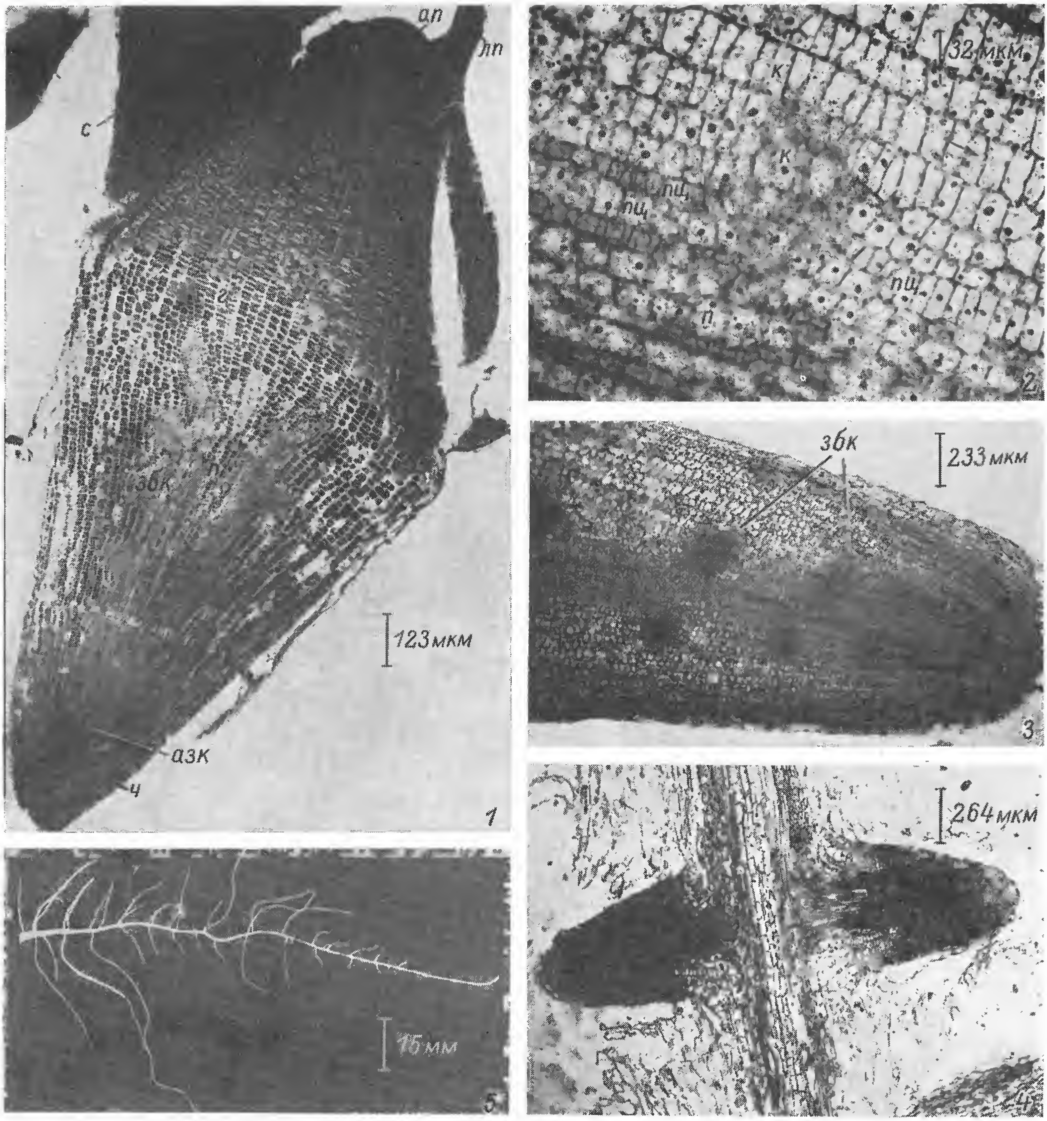


Таблица II. *Pleuromeia sternbergii*.
Объяснения на с. 280.

К ст. И. Г. Дубровского, с. 172



Зародышевый корень огурца на различных этапах его развития.

1 — зародыш семени огурца через 12 ч после намачивания семян, срез сделан в семядольной плоскости; *2* — наиболее дистальный зачаток бокового корня в зародышевом корне через 12 ч после намачивания семян; *3* — продольный срез через латентную зародышевую корневую систему огурца, сделанный в межсемядольной плоскости (18 ч после намачивания семян — клеточные деления еще не начались); *4* — зародышевые боковые корни, вышедшие на поверхность материнского корня (48 ч после намачивания семян); *5* — корневая система проростка с регулярным типом расположения боковых корней (6.5 сут после намачивания семян). *с* — семядоля, *азк* — апекс зародышевого корня, *ап* — апекс побега, *лп* — листовой примордий, *збк* — зачатки боковых корней, *п* — прокамбий, *к* — кора, *ч* — чехлик, *г* — гипокотиль, *пц* — перицикл.

К ст. А. Л. Тахтаджяна, В. И. Трифоновой, с. 192

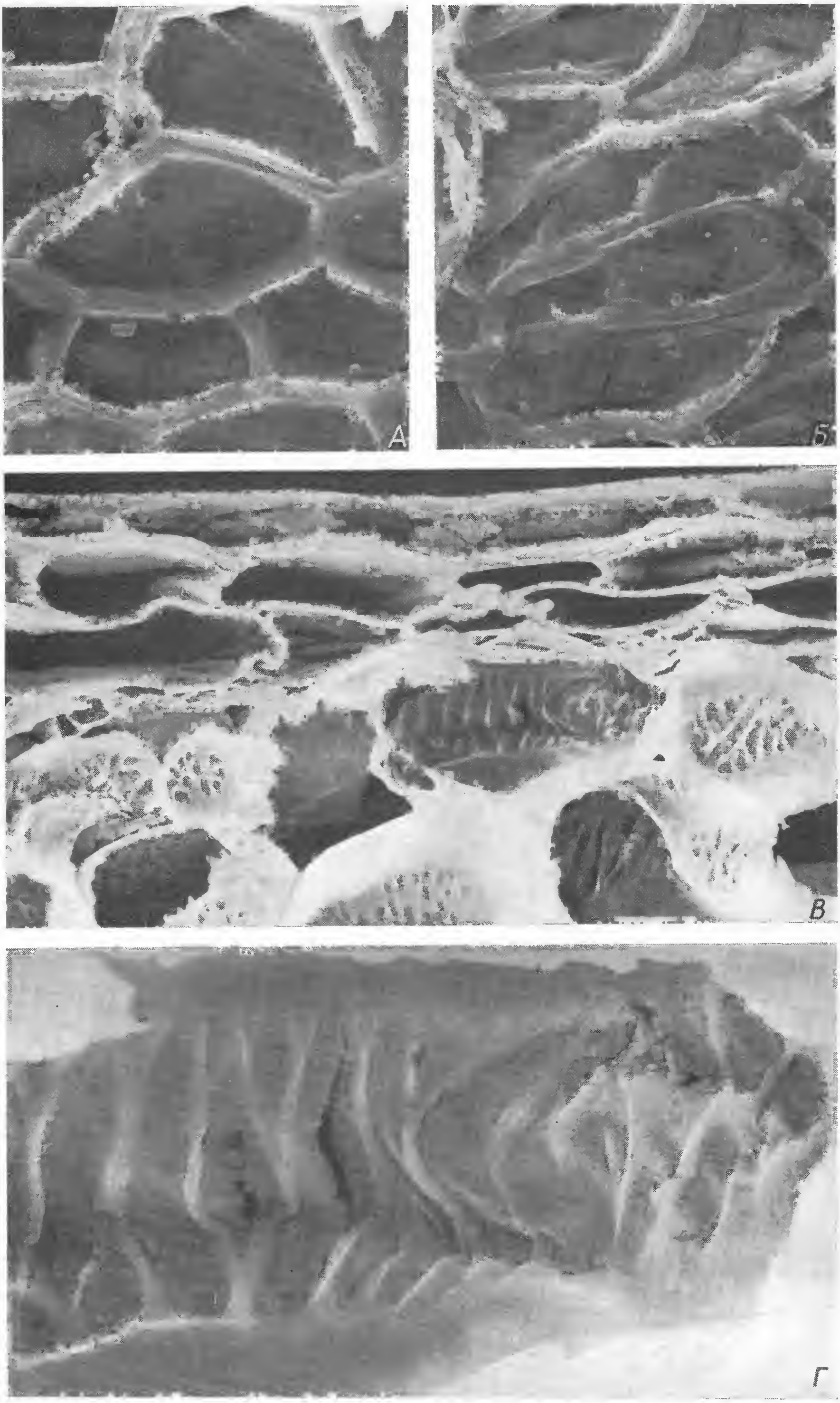


Таблица I.

А — поверхность семени в средней части, увел. 486; *Б* — поверхность семени в области крыла, увел. 486; *В* — семенная кожура в области крыла (*2* фрагмент из рис. 2, *А*), увел. 486; *Г* — клетка-гидроцит, увел. 1800.

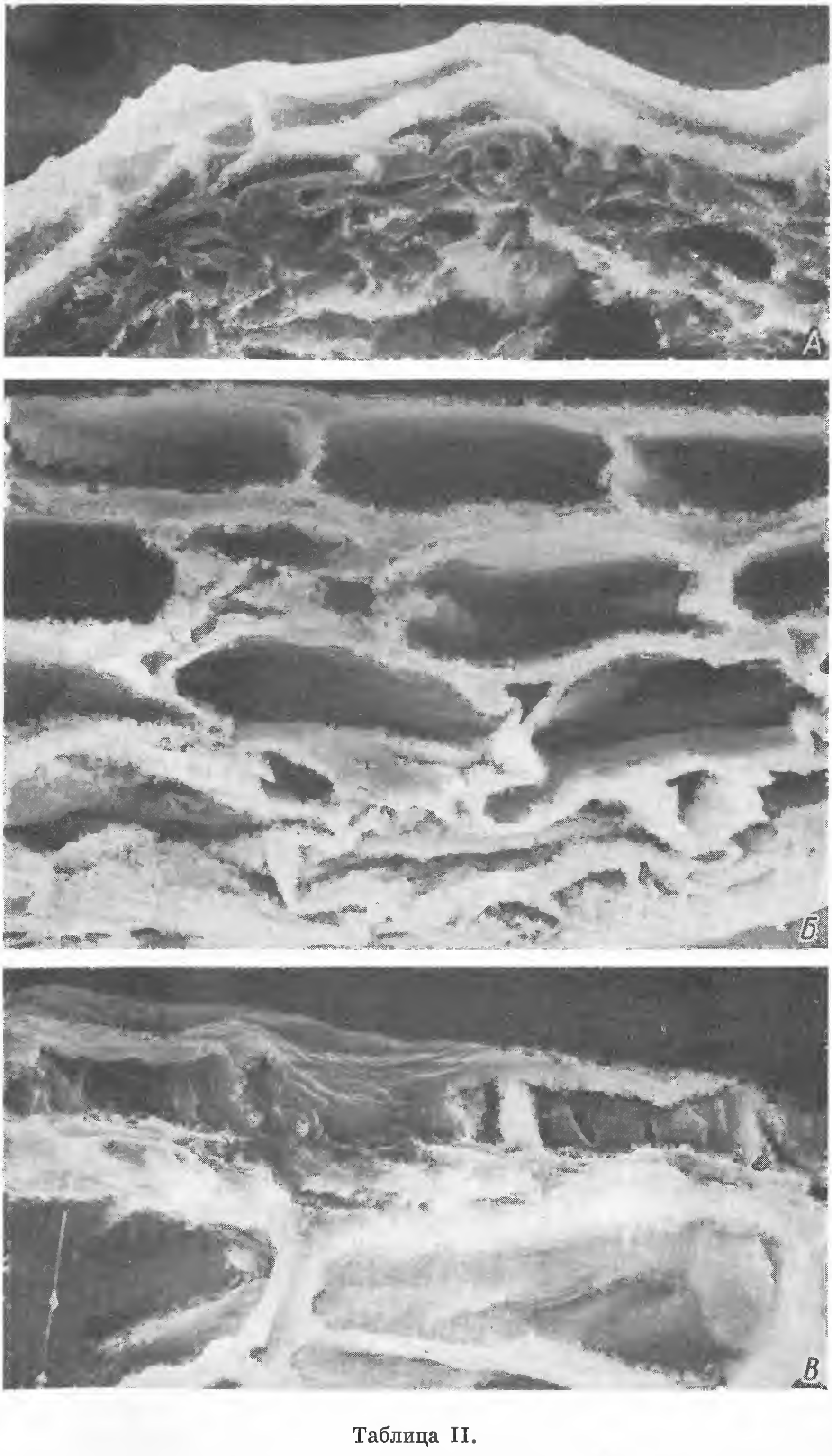
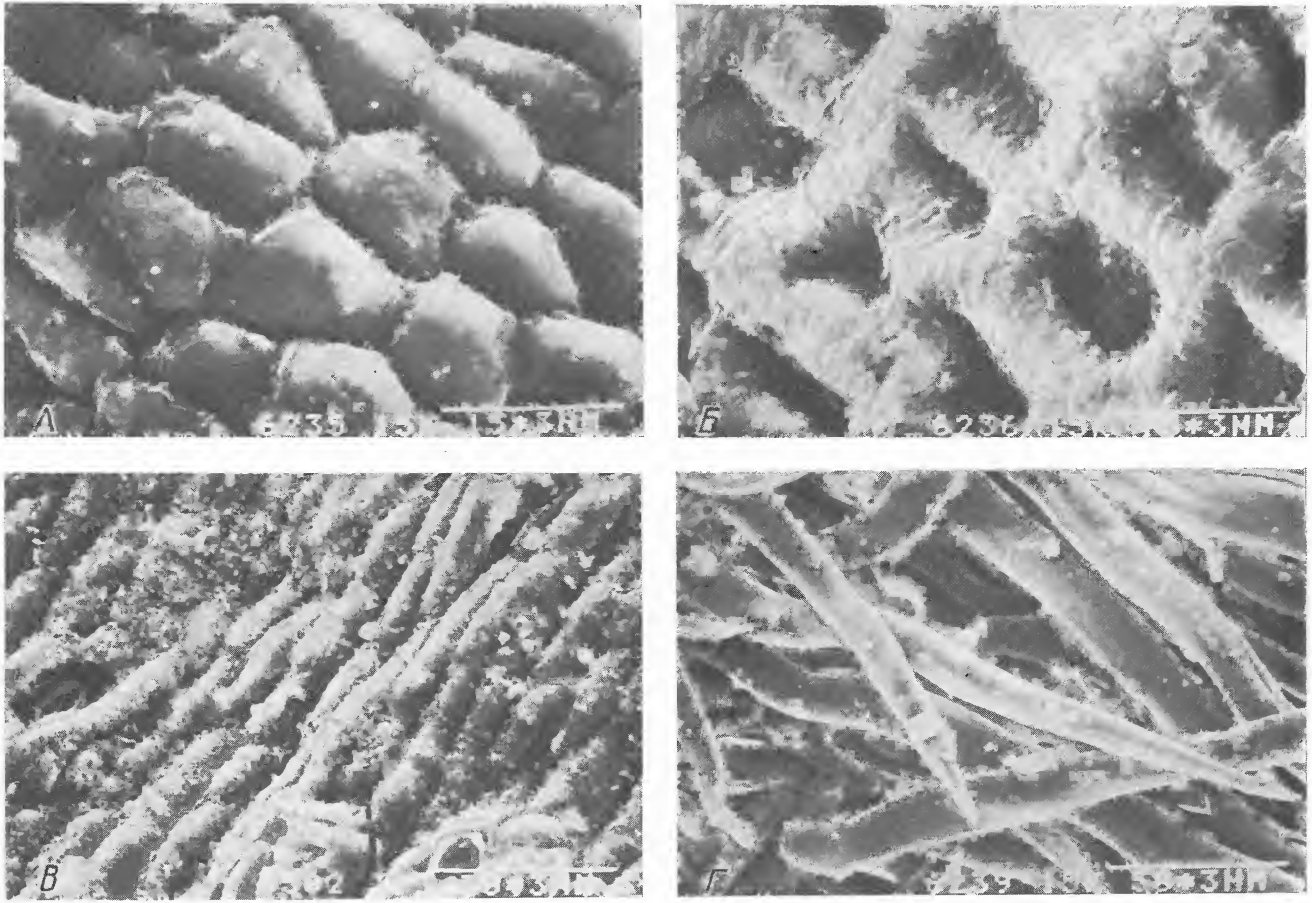


Таблица II.

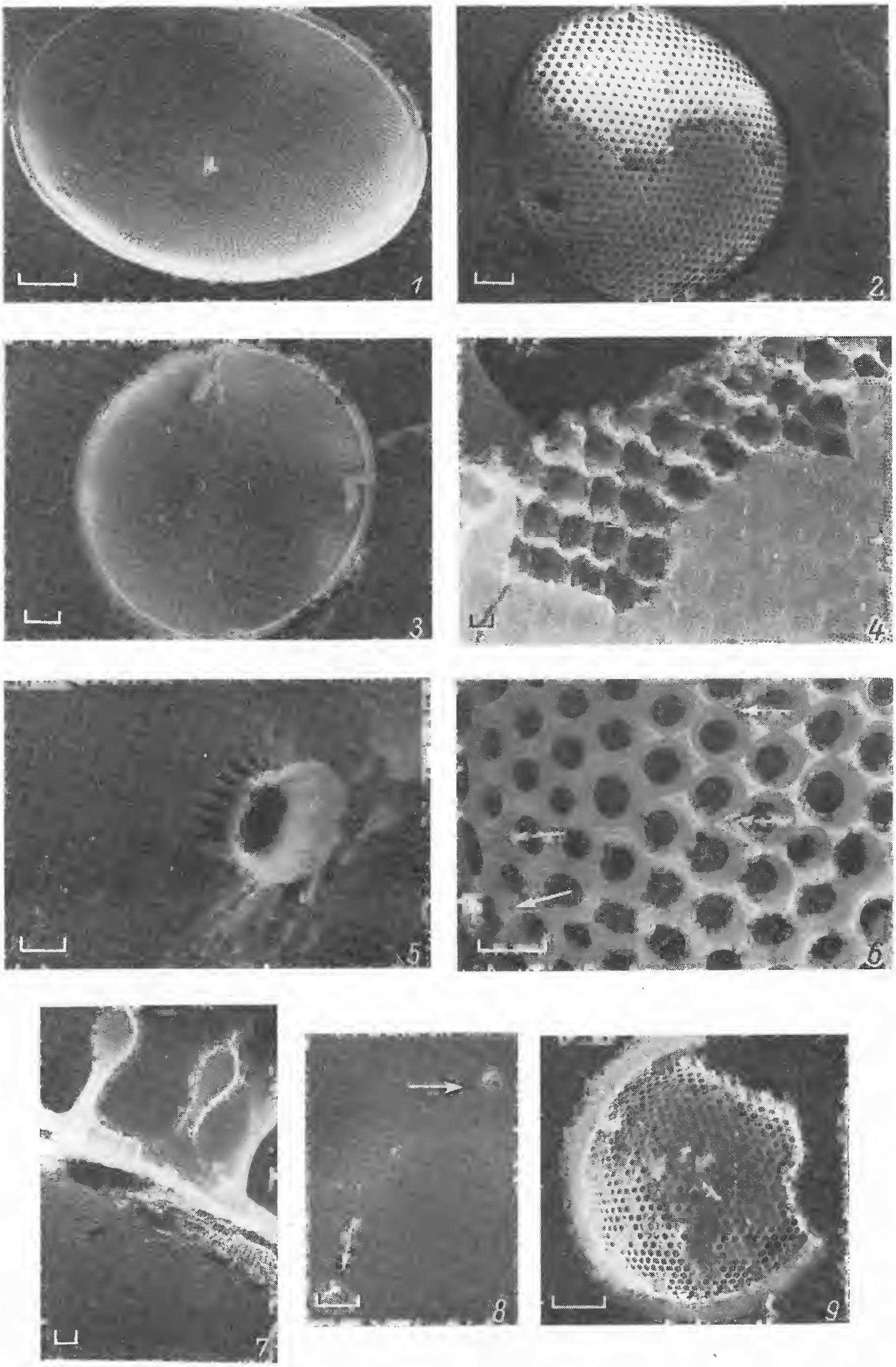
А — скол семенной кожуры сухого семени в средней части (наружный интегумент, увел. 486); *Б*, *В* — семенная кожура в средней части семени (*1* фрагмент из рис. 2, *А*): *Б*— наружный интегумент, увел. 990; *В* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, увел. 1800.

К ст. Л. П. Зелинской, Л. И. Лотовой, с. 204



Электронные микрографии поверхности почечных чешуй видов рода *Malus*.

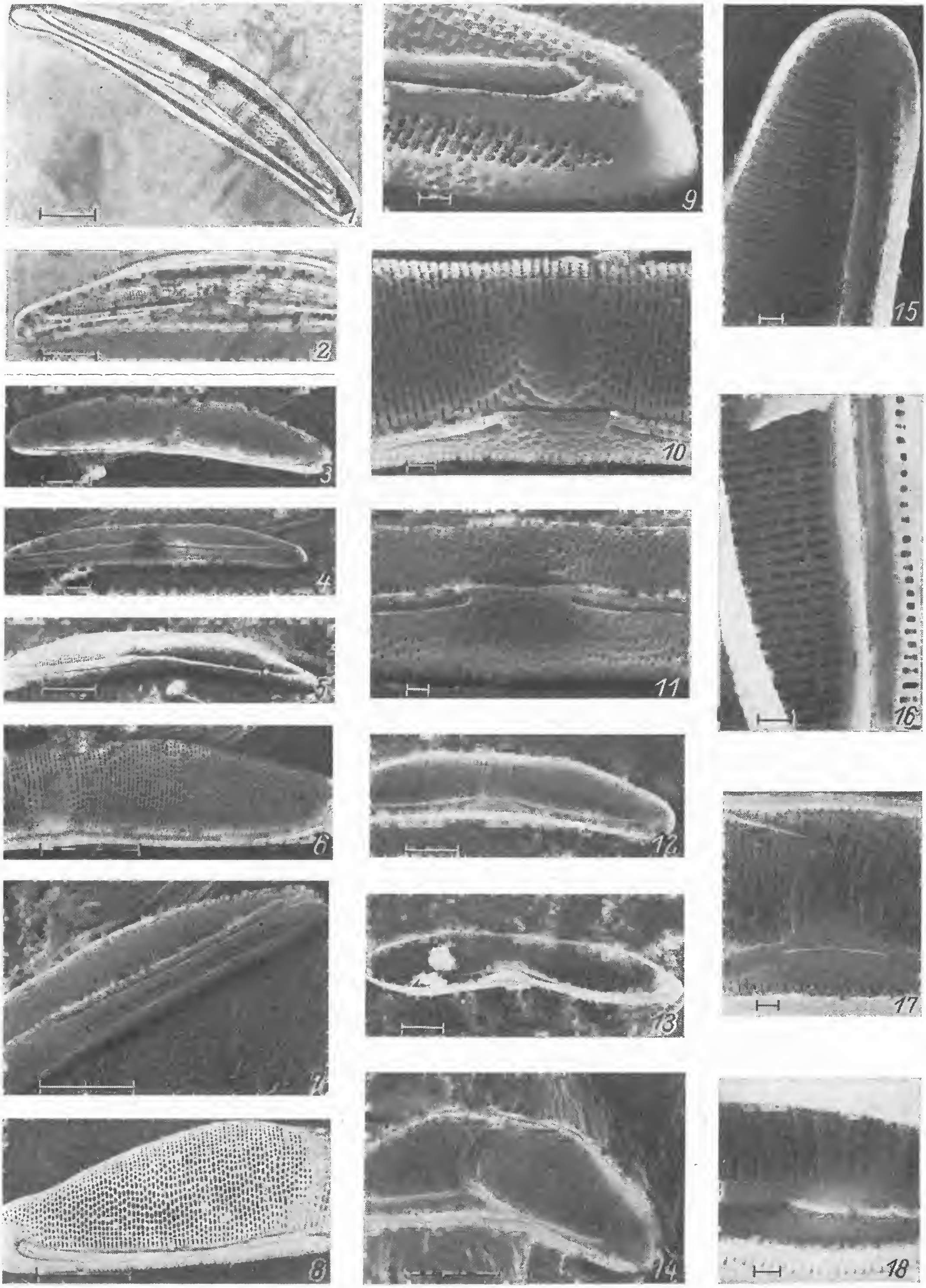
А — клетки эпидермы на абаксиальной стороне наружной чешуи *M. sieversii*, *Б* — клетки эпидермы на адаксиальной стороне внутренней чешуи *M. sieversii*, *В* — устьица (*у*) в эпидерме на абаксиальной стороне чешуи *M. zumi*, *Г* — волоски на почечной чешуе *M. yunnanensis*. Масштаб указан на микрографиях.



1 — *Symbolophora ehrenbergii*, внутренняя поверхность створки с лабиатным выростом в центре, поздний мел, восточный склон Урала. 2—5 — *Thalassiosiropsis wittiana*: 2 — наружная поверхность створки; 3 — внутренняя поверхность створки с кольцевидным выростом в центре; 4 — локулы, крибрум ареол на внутренней поверхности створки; 5 — кольцевидный вырост. Палеоцен, Ульяновская обл. 6—8 — *Pyxidicula dissonus*: 6 — часть створки с наружной поверхности и отверстия лабиатных выростов (*стрелки*); 7 — локулы, крибрум на внутренней поверхности; 8 — крибрум и щели лабиатных выростов на внутренней поверхности, поздний мел, восточный склон Урала. 9 — *P. cruciata*, внутренняя поверхность створки, эоцен, Атлантический океан, Бермудские острова.

1—9 — СЭМ; масштаб.: 1—3, 6, 9=10 мкм; 4, 5, 7, 8=1 мкм.

К ст. И. В. Макаровой и Н. И. Ахметовой, с. 248



Amphora veneta var. *balchaschica* (*1*, *2* — СМ; *3—18* — СЭМ).

1—5 — различные створки; *6—8* — расположение штрихов на наружной поверхности створок; *9* — конец створки с конечной щелью шва на наружной поверхности; *10*, *11* — центральная часть створки с центральными порами шва на наружной поверхности; *12—14* — внутренняя поверхность створок; *15* — конец створки с внутренней поверхности; *16* — часть внутренней поверхности створки со слабо развитой щелью шва; *17*, *18* — центральная часть створки с внутренней поверхности с центральным полем и центральным узелком в виде уплощенного выступа. (Масштаб: *1—8*, *12—14*=10 мкм; *9—11*, *15—18*=1 мкм).

CONTENTS

Page

Srebrodolskaya I. N. The study of *Pleuromeia sternbergii* (*Lycopodiophyta*) of the early Triassic of the Far East of the USSR 137

Vikulin S. V. On the early oligocene flora from Pasekovo (the south of the Middle Russian Upland) 146

Batygina T. B., Vasilyeva V. E. Applied aspects of embryology. The autonomy of an embryo and the embryo culture of flowering plants 155

Semikhov V. F., Novozhilova O. A., Arefyeva L. P., Vakhromeyev V. I. Properties and aminoacid composition of seed proteins in connection with systematics and phylogeny of the tribe *Brachypodieae* (*Poaceae*) 162

Dubrovsky I. G. Latent embryo root system of the cucumber 171

Borisova I. V., Popova T. A., Buyevich Z. G. Phenology of Mongolian steppe associations 177

COMMUNICATIONS 191

Takhtajan A. L., Trifonova V. I. Seed anatomy of *Glaucidium palmatum* in relation to its taxonomic position 191

Blokhina N. I. An attempt of reconstruction of relief and plant communities of the past using xylotomic data 197

Zelinskaya L. P., Lotova L. I. The anatomical features of vegetative buds in the species of the genus *Malus* (*Rosaceae*) 201

Sergienko V. G. The flora of the north «sylvan island» of the Kanin peninsula 208

Komarova T. A. The spore regeneration of ferns in fresh burns of the South Sikhote-Alin 215

Golubkova E. I. Fruit structure in some representatives of the tribe *Dryadeae* (*Rosaceae*): systematic implication 221

Tatarinov V. V. The comparative analysis of phenotypic variation of spruce populations in communities of spruce forests of the central part of the Russian Plain 229

Nikolaeva M. G., Daletskaya T. V., Pozdova L. M., Rasumova M. V., Tikhonova V. L. Germination conditions of dormant seeds of the genus *Trollius* (*Ranunculaceae*) species and some other rare species, requiring protection 238

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 245

Nikolaev V. A., Strelnikova N. I. New data on the structure and systematic position of some species of the genus *Coscinodiscus* (*Bacillariophyta*) 245

Makarova I. V., Akhmetova N. I. A new variety of *Amphora veneta* (*Bacillariophyta*) from the eastern part of Balkhash lake 248

Yakovlev G. P., Sviazeva O. A. On the taxonomy of the new genus *Spongiocarpella* (*Fabaceae*) 249

Budantzev A. L. The system of the genus *Dracocephalum* (*Lamiaceae*) 260

OBITUARIES 268

Parfyonov V. I., Yurkevich I. D., Kravchenko L. V. Nikolai Dmitriyevich Nesterovich (25 VII 1903—27 XII 1984) 268

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 271

Naumova L. G. (*A review*). Bioindication of terrestrial ecosystems. 1985 271

Matveyeva E. P. *V. I. Parfyonov, G. A. Kim, G. F. Rykovsky.* Anthropogenic changes in flora and vegetation of Byelorussia. 1985 274

Tsvelev N. N. (*A review*). Plant world of Moldavia. Book I. Sylvan plants (vascular). 1986 278

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Сребродольская И. Н. К изучению *Pleuromeia sternbergii* (*Lycopodiophyta*) из раннего триаса Дальнего Востока СССР 137
Викулин С. В. О раннеолигоценовой флоре Пасекова (юг Среднерусской возвышенности) 146
Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Прикладные аспекты эмбриологии. Автономность зародыша и эмбриокультура цветковых растений 155
Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П., Вахромеев В. И. Свойства и аминокислотный состав белков семян в связи с систематикой и филогенией трибы *Brachypodieae* (*Poaceae*) 162
Дубровский И. Г. Латентная зародышевая корневая система огурца 171
Борисова И. В., Попова Т. А., Буевич З. Г. Фенология степных сообществ Монголии 177

СООБЩЕНИЯ 191

Тахтаджян А. Л., Трифонова В. И. Анатомия семян *Glaucidium palmatum* в связи с его систематическим положением 191
Блохина Н. И. Опыт реконструкции растительных сообществ и рельефа прошлого с использованием данных ксилотомии 197
Зелинская Л. П., Лотова Л. И. Анатомические особенности вегетативных почек видов рода *Malus* (*Rosaceae*) 201
Сергиенко В. Г. Флора северного «лесного острова» на полуострове Канин 208
Комарова Т. А. Споровое возобновление папоротников на свежих гарях Южного Сихотэ-Алиня 215
Голубкова Е. И. Строение плода представителей трибы *Dryadeae* (*Rosaceae*) в связи с их систематическим положением 221
Татаринов В. В. Сравнительный анализ фенотипической изменчивости популяций ели в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины 229
Николаева М. Г., Далецкая Т. В., Поздова Л. М., Разумова М. В., Тихонова В. Л. Условия прорастания покоящихся семян видов рода *Trollius* (*Ranunculaceae*) и некоторых других редких и нуждающихся в охране растений 238

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 245

Николаев В. А., Стрельникова Н. И. Новые данные о структуре и систематическом положении некоторых видов рода *Coscinodiscus* (*Bacillariophyta*) 245
Макарова И. В., Ахметова Н. И. Новая разновидность *Amphora veneta* (*Bacillariophyta*) из восточной части озера Балхаш 248
Яковлев Г. П., Связева О. А. О систематике нового рода *Spongiocarpella* (*Fabaceae*) 249
Буданцев А. Л. Система рода *Dracocephalum* (*Lamiaceae*) 260

ПОТЕРИ НАУКИ 268

Парфенов В. И., Юркевич И. Д., Кравченко Л. В. Николай Дмитриевич Нестерович (25 VII 1903—27 XII 1984) 268

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 271

Наумова Л. Г. (*Рецензия*). Биоиндикация наземных экосистем. 1985 271
Матвеева Е. П. ***В. И. Парфенов, Г. А. Ким, Г. Ф. Рыковский.*** Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. 1985 274
Цвелев Н. Н. (*Рецензия*). Растительный мир Молдавии. Книга I. Лесные растения (сосудистые). 1986 278

Ботанический журнал, 1987, т. 72, 2, 137—280